# Das Schwimmbeinpaar der Dytisciden,

## eine vergleichend- morphologische Studie.

---

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt

**von der philosophischen Fakultät**

der

**Friedrich-Wilhelms-Universität**

**zu Berlin**

von

**Grete Töpker**

aus Berlin

Tag der Promotion: 6. Mai 1936

73

# Das Schwimmbeinpaar der Dytisciden,

## eine vergleichend-morphologische Studie.

---

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt

von der philosophischen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität

zu Berlin

von

**Grete Töpker**

aus Berlin

Tag der Promotion: 6. Mai 1936

Referenten: Professor Dr. Zimmer
Professor Dr. Hesse

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

## Gliederung der Arbeit.

Seite


I. Einleitung: Ziel der Arbeit ..... S. 4

II. Literaturübersicht: Bisheriger Stand der Untersuchung der Schwimmbeine der Dytisciden ..... S. 5-7

III. Arbeitsmethode und Art der Bearbeitung des Materials ..... S. 7-10

IV. Eingehende Beschreibung des Dytiscidenschwimmbeines und Festlegung einer allgemeinen Terminologie ..... S. 10-13

a) Die Aufgabe der Schwimmbeine als Ruderorgane.
b) Funktion der einzelnen Gelenke.
c) Beschreibung und Funktion der Hüfte.
d) Beschreibung und Funktion des Trochanters.
e) Beschreibung und Funktion des Femurs.
f) Beschreibung und Funktion der Tibia.
g) Beschreibung und Funktion des Tarsus.

V. Aufgabe des dritten Beinpaares typischer Land- und Wasserkäfer *(Procrustes* und *Dytiscus)* ..... S. 13-24

a) Als Beispiele besonders geeignete Typen.
b) Vergleich der Körperform der beiden Käfer.
c) Funktion der Beine im Ganzen als Fortbewegungsorgane auf dem Lande und im Wasser.
d) Vergleich der einzelnen Teile des Beines sowie der einzelnen Gelenke.
1. Hüfte.
2. Trochanter.
3. Femur.
4. Tibia.
5. Tarsus.
6. Gelenke.
e) Zusammenfassung: Die wichtigsten Veränderungen des dritten Beinpaares unter dem Einfluß des Wasserlebens.

VI. Gradweise Unterschiede in der Anpassung der Dytiscidenschwimmbeine an das Wasserleben ..... S. 25-26

a) Nähere Verwandtschaftsbeziehungen zwischen einzelnen Tribus.
b) Die einzelnen Teile des Beines in ihrer gradweisen morphologischen Differenzierung.
1. Hüfte.
2. Trochanter.
3. Femur.
4. Tibia.
5. Tarsus.
c) Das Bein als Ganzes, seine gradweise Anpassung an das Wasserleben. Aufstellung einer Entwicklungsreihe.

VII. Zusammenfassung: Von der Systematik abweichende Resultate der Arbeit ..... S. 36

VIII. Literaturverzeichnis ..... S. 37

## I. Einleitung: Aufgabe der Arbeit.

In der Arbeit soll versucht werden, die Zusammenhänge zwischen Bau und Funktion der Schwimmbeine der Dytisciden darzustellen. Dabei stellt sich bei einem Überblick über die einzelnen Gruppen schon von vornherein heraus, daß nicht alle Dytisciden gleich gut an das Wasserleben angepaßt sind. Man wird also vermutlich eine aufsteigende Reihe der Anpassung aufstellen können.

Als Ausgangsform der Dytisciden werden ganz allgemein die Carabiden angesehen, die deshalb auch als Ausgangspunkt der Untersuchung benutzt werden können. (Vgl. pag. 11.) Von ihnen aus könnte man sich dann den Übergangsformen zu den Dytisciden zuwenden, jedoch ist es besser, zuerst einmal terminal stehende Formen gegenüberzustellen, um an ihnen überhaupt erst die Funktionen der Schwimmbeine mit den Funktionen der Laufbeine zu vergleichen. Deshalb wird auch in der Arbeit in dem Abschnitt V das Laufbein des *Procrustes* mit dem Schwimmbeine des *Dytiscus* verglichen und so die Tätigkeit der einzelnen Glieder, der Gelenke wie auch des Beines als Ganzes untersucht, ehe auf Fragen der Höhe der Differenzierung der Käfer näher eingegangen wird.

In der Arbeit werden prinzipiell nur Männchen untersucht, da sie stets die stärkste Anpassung aufweisen und die Weibchen nicht selten noch alte Eigenschaften beibehalten, wie z. B. das Fehlen des unteren tarsalen Schwimmhaarsaumes beim Dytiscusweibchen. — Von einer Untersuchung der Muskulatur mußte abgesehen werden, da im allgemeinen nur trocken aufbewahrtes Material zur Verfügung stand.

In der Arbeit soll versucht werden, eine aufsteigende Reihe der Differenzierung der Schwimmbeine der Dytisciden aufzustellen, doch sollen damit nicht irgendwelche Schlüsse auf die phylogenetische Entwicklung der Dytisciden gemacht werden. Die Differenzierungen der Schwimmbeine sind zwar unbedingt ein wichtiges Charakteristikum der Entwicklungshöhe der einzelnen Dytiscidengattungen, doch müßten zu einem sicher fundierten Stammbaum noch andere, weitere Gesichtspunkte herangezogen werden. Im Gegensatz zu den bisherigen Untersuchungen der Dytisciden, die nur einzelne Gruppen herausgegriffen haben (vgl. K o r s c h e l t) werden in der vorliegenden Arbeit alle Tribus der Dytisciden mit nur zwei Ausnahmen untereinander verglichen.

Möglich war mir diese gründliche Behandlung der Dytiscidenschwimmbeine nur durch das überaus reichhaltige Material des Berliner Zoologischen Museums. Ich danke dem Direktor des Museums, Herrn Prof. Dr. C. Z i m m e r, für die Überlassung des Materials und eines Arbeitsplatzes. Dem Kustos der Coleopterologischen Abteilung, Herrn Prof. Dr. H. K u n t z e n, bin ich für stetige Hilfe zu Dank verpflichtet. Besonderen Dank möchte ich Herrn Prof. Dr. H. B i s c h o f f aussprechen, der die Anregung zu der Arbeit gab und sie durch seine rege Anteilnahme förderte.

## II. Literaturübersicht:

### Bisheriger Stand der Untersuchung der Schwimmbeine der Dytisciden.

Untersuchungen über die Morphologie der Schwimmbeine sind eigentlich noch recht spärlich. Zu irgendwelchen vergleichend-morphologischen Arbeiten sind die Schwimmbeine überhaupt noch nicht herangezogen worden. Jedoch sind gelegentlich Erörterungen über die Funktion und auch über den Bau der Schwimmbeine angestellt worden. Im folgenden sollen die wichtigsten Arbeiten, die für das Problem in Frage kommen und Einzelheiten zur Arbeit beitragen, kurz besprochen werden.

Strauß-Dürkheim (1828): „Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés." Strauß-Dürkheim untersucht in dieser Arbeit als erster die Schwimmbewegungen des *Dytiscus* und seine Haltung im Wasser. Der Körper des *Dytiscus* befindet sich stets in schräger Lage im Wasser. Der Kopf liegt tiefer als das Abdomen, da dieses durch die Luft unter den Flügeldecken sowie durch Tracheenreichtum leichter wird. Die Bewegung des Schwimmbeines geschieht immer dicht über die Körperunterseite hinweg. Die Hüfte ist unbeweglich, die einzelnen Teile des Beines sind abgeflacht, Tibia und Tarsus werden nach erfolgtem Rückstoß von dem Femur nach vorne gezogen, so daß wenig Wasserwiderstand entsteht. Beim Rückstoß findet ein plötzliches Ausbreiten der Schwimmhaare statt, das Bein wird in halbkreisförmigem Bogen nach hinten geführt; dadurch wird der Körper in Richtung seiner eigenen Achse vorwärtsgestoßen. In Wasser werden die Beine gleichzeitig und gleichsinnig bewegt, auf dem Lande dagegen alternierend. Diese erste Untersuchung über die Schwimmbeine ist für lange Zeit die gründlichste gewesen, und Blunck gibt in einer Kritik der Literatur an, daß sie die beste war, während spätere Werke nur Strauß-Dürkheims Resultate wiedergaben, sie aber undeutlicher machten und verwässerten.

So hat auch Graber (1877) in seinem Werke „Die Insekten" keine neuen Resultate gezeitigt, sondern lehnt sich vollkommen an die Darstellung Strauß-Dürkheims an und erläutert sie etwas näher.

Kolbe (1880) gibt in seiner „Einführung in die Kenntnis der Insekten" an, Scharnier- und Kugelgelenke am Dytiscidenfuß gefunden zu haben. Er findet, daß das Hüftgelenk, infolge der Verschmelzung der Hüfte mit dem Metasternum und Abdomen, geschwunden ist, ferner, daß die Bewegung des Trochanters sich auf eine Winkelbewegung in der Hüfte beschränkt, und daß schließlich eine gelenkige Verbindung des Femurs mit dem Trochanter fehlt.

Sharp (1822): „On aquatic Coleoptera or Dytiscidae." Sie ist die erste große Monographie der Dytisciden. Obwohl Sharp in seiner systematischen Aufstellung innerhalb der Familie einen Stammbaum erkennen läßt, betrachtet er die Dytisciden doch nicht als eine dem Ursprung nach einheitliche Familie, sondern glaubt, daß es soviel Ursprünge wie Arten gibt, daß sich also jede Art selbständig an das Wasserleben angepaßt hat. Auch erkennt er schon bei den niederen Dytisciden Anklänge der Schwimmbeine an das Carabidenlaufbein an, ohne jedoch daraus irgendwelche Schlüsse zu ziehen. In dem morphologischen Teil, der der Systematik vorangeht, beschreibt Sharp u. a. auch die Schwimmbeine im Vergleich mit den vorderen Beinpaaren sowie ihre einzelnen Teile. Dabei weist er wohl auf spezielle Anpassungen an das Wasserleben, die bei den einzelnen Species in verschieden starkem Maße ausgebildet sind, hin, ohne sie aber irgendwie systematisch auszuwerten. Trotz der verhältnismäßig eingehenden Morphologie behält diese Arbeit jedoch vorwiegend beschreibend-systematischen Charakter.

Dahl (1884): „Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Funktion der Insektenbeine." Dahl widmet in dieser Arbeit auch den Schwimmbeinen der Dytisciden einen Abschnitt. Im allgemeinen lehnt er sich an die Resultate von Strauß-Dürkheim an; außerdem geht er jedoch noch etwas auf das Wesen der Gelenke ein und betont dabei, daß das Femur-Tibialgelenk als gut ausgebildetes Scharniergelenk nur Bewegungen in einer Ebene zuläßt.

Amans (1888): „Comparaison des organes de la locomotion aquatique." Amans vergleicht in dieser Arbeit die Lokomotionsorgane der im Wasser lebenden Tierstämme und ihre Wirkungsweise. Als einziger Vertreter der im Wasser lebenden Insekten wird *Dytiscus* gewählt. Amans weist auf das Wirken des Schwimmbeines als einheitliches Ruderorgan hin und zeichnet ein Diagramm über die Haltung der einzelnen Teile des Beines zueinander beim Rückstoß. Es wird versucht, Analogien zu den Beinen von Fröschen und Molchen aufzustellen, die für meine Arbeit jedoch nicht in Betracht kommen.

Ockler (1890): „Das Krallenglied am Insektenfuß." Ockler findet große Ähnlichkeit der Klaueneinlenkung am Carabidenbein und Dytiscidenschwimmbein. Die Umwandlungen am Schwimmbein kommen als Anpassung an das Wasserleben zustande. Ockler sieht in der Ähnlichkeit der Klaueneinlenkung einen weiteren Beweis für die „Taschenbergsche Hypothese", daß die Dytisciden von den Carabiden abstammen.

Needham and Williamson (1908): „Observations on the natural history of diving beetles." Von Needham und Williamson wird ein Vergleich zwischen dem Carabiden- und Dytiscidenkörper gemacht und dabei festgestellt, welche Veränderungen das Schwimmen ermöglichen oder begünstigen. Der Körper der Dytisciden wird nämlich kompakt, an beiden Enden zugespitzt. Die Hinterhüften verwachsen mit dem Körper; dadurch wird die Unterseite eingeebnet; die Hinterbeine bewegen sich nur noch in einer Ebene, und ihre Bewegungsmöglichkeit wird eingeschränkt. Die ersten Glieder des Beines werden kürzer, die Tarsalglieder länger; gleichzeitig werden alle Teile abgeflacht. Es bilden sich Schwimmhaare aus, und allmählich geht die eine Klaue verloren. Außerdem wird die Regel aufgestellt und mit Beispielen belegt, daß bei zunehmender Eignung für das Wasserleben die Fähigkeit, sich gut auf dem Lande fortzubewegen, ständig abnimmt.

Roth (1909): „Studien über konvergente Formbildung an den Extremitäten schwimmender Insekten." Roth versucht, die Dytisciden über *Omophron*, einem in der Nähe des Wassers lebenden Laufkäfer, von den Carabiden abzuleiten. Er untersucht die Länge der Beine in ihrem Verhältnis zur Körperlänge, ihre wechselnde Insertion am Körper, ihre Entfernung von der Medianebene sowie die Beinmuskulatur. Da er jedoch nur einige wenige Typen herausgreift, kann er keine allgemein für alle Dytisciden geltenden Schlüsse ziehen.

Wesenberg-Lund (1913): „Biologische Studien über Dytisciden." Er bestätigt an dänischen Dytisciden die von Needham und Williamson aufgestellte Regel, daß niedere Dytisciden sich leicht und geschickt auf dem Lande bewegen, die höheren dagegen sehr ungeschickt, dafür aber um so ruhiger und schneller zu schwimmen vermögen. Bei der Fortbewegung auf dem Lande werden die Hinterbeine abwechselnd bewegt. Dabei dienen die kräftigen Tibialsporne sowie der reiche Borstenbesatz auf der unteren Kante als Stütze. Er nimmt weiterhin an, daß die Dytisciden polyphyletischen Ursprungs sind, daß einzelne Linien aber ineinander verwoben sind; doch spricht er sich über den phyletischen Zusammenhang nicht aus.

Blunck (1913—22): „Beiträge zur Naturgeschichte des Dytiscus“ (1913); „Das Leben des Gelbrandes“ (1916); „Zur Biologie des Tauchkäfers Cybister laterimarginalis“ (1922). Blunck liefert in diesen Arbeiten in erster Linie Beiträge zur Biologie der größeren Wasserkäfer. Er beschäftigt sich eingehend mit der morphologischen Anpassung des Körpers an das Wasserleben und vergleicht dabei *Cybister* als den höchstdifferenzierten Dytisciden mit dem Laufkäfer *Calosoma*. Die wichtigsten Resultate seiner Untersuchungen sind folgende: Die freie Beweglichkeit von Kopf, Thorax und Abdomen des Laufkäfers ist bei *Cybister* geschwunden, sein Körper ist stabil. Eine Chitinbrücke ist zwischen Pro- und Mesosternum ausgebildet (Prosternalfortsatz) und dient zur Festigung des Körpers. Ein Ausweichen des Abdomens gegen den Stamm nach oben wird durch die Flügeldecken als dorsale Sperrvorrichtung verhindert. Die scharf abgesetzten Seitenränder erhöhen die Stabilität und erleichtern die Fortbewegung im Wasser. Der Körper wird fast ausschließlich durch das dritte Beinpaar vorwärts getrieben. Die Schwimmbeine sind für diese Aufgabe stark umgewandelt. Die Metacoxen, die bei *Calosoma* noch schwach beweglich sind, verwachsen mit dem Rumpf; unter ihren Fortsätzen an der breitesten Stelle des Körpers inserieren die Trochanteren; dadurch ist die Beinbewegung nur in horizontaler Richtung möglich. Die Hinterbeine des *Cybister* besitzen die gleiche relative Länge wie die des *Calosoma*, doch ändert sich das Verhältnis der einzelnen Teile zugunsten des Tarsus.

Giesbrecht, W. (1921): In der Arbeit über „Das Skelett von Squilla mantis“ setzt Giesbrecht den eigentlichen Untersuchungen einen Abschnitt „Allgemeines über die Gelenke von Squilla“ voraus. Hier wird das einfache Kugelgelenk wie auch seine Abänderungen und das Scharniergelenk in seine verschiedenen Arten beschrieben. An diese Ausführungen lehnt sich die Beschreibung der Kugel- und Scharniergelenke in der vorliegenden Arbeit an.

Bayer (1924): In der Arbeit „Über die Morphologie des Femur-Tibialgelenkes der Coleopteren“ wird auch das Femur-Tibialgelenk von Dytiscus untersucht. Es ist asymmetrisch gebaut, die Außenseite des Gelenkes ist größer und bedeckt die Einlenkung der Tibia mehr als die Innenseite. Die Tibia ist in gebeugtem Zustande etwas drehbar, in gestrecktem dagegen nicht. Diese Elastizität wird als günstig für das Ruderorgan angesehen, da die Tibia dadurch beim Vorziehen dem Wasser ihre schmale Seite entgegenstrecken kann. Besondere Muskeln für die Beweglichkeit werden nicht angegeben; die Beweglichkeit beruht lediglich auf der Elastizität des Gelenkes.

Korschelt (1924): „Der Gelbrand *(Dytiscus marginalis)*.“ In dieser Monographie des *Dytiscus marginalis* werden Anatomie, Physiologie, Ontogenie sowie Biologie eingehend behandelt. Für die vorliegende Arbeit waren von besonderer Wichtigkeit die Untersuchungen über Bau und Funktion der Borsten und die eingehende Beschreibung des Baues der Hinterhüfte und ihrer Muskeln sowie die Einlenkung des Trochanters. Nach Korschelt kommen den Borsten im allgemeinen Sinnesfunktionen zu, jedoch scheinen nicht alle Borsten Sinneseindrücke zu vermitteln.

## III. Arbeitsmethode und Art der Bearbeitung des Materials.

In der Arbeit sind, soweit es möglich war, alle Tribus in einer oder mehreren Gattungen bearbeitet worden. Nur zwei Tribus konnten nicht untersucht werden; es sind dieses die Notomicrini aus der Unterfamilie der Noterinae und die Methlini aus der Unterfamilie der Hydroporinae. Sie waren nur in ganz wenigen Exemplaren vorhanden und konnten der Untersuchung nicht geopfert

biden und Dytisciden stehen, untersucht.

Von den präparierten Tieren wurden zunächst die Hint graphiert und die Aufnahmen vergrößert. Nach den Vergröß dann die Zeichnungen hergestellt. Die Hinterbeine wurden bei vorsichtig unter den Hüftfortsätzen abgebrochen, da es sich al wies, die Trochanteren ohne Beschädigung aus den Hüften her Hinterbeine wurden daraufhin in Diaphanol aufgehellt. Die kl wurden ganz mit Diaphanol behandelt und dann erst wurden abpräpariert, da das Diaphanol das Chitin nicht nur aufhell etwas aufweicht. Die so aufgehellten Beine wurden entweder gefärbt oder gleich in Canadabalsam eingebettet. Die Präpar dem Zeichenapparat „Promi" der Firma Seibert, Wetzlar, gez Zeichnungen an anderen Exemplaren kontrolliert.

Im allgemeinen wurden sowohl die Hüft- als auch die übrig der Teile des Beines zur Vereinfachung des Bildes als Strichz geführt. Weiterhin wurden die Schwimmhaarsäume nur durch e haare angedeutet. Die zwischen ihnen verlaufende, gestrichelt Verlauf des Schwimmhaarsaumes angeben. Bei den Zeichnunge 40 a, 73 b, 88 a, 89 a, ist nur eine Schwimmhaarreihe gezeichne die Ansatzstellen der Schwimmhaare, da bei ihnen mehrere Schw nebeneinander stehen. Schließlich wurden nur die Borsten auf Beines gezeichnet, nicht aber die Gruben, in denen sie liegen Form der Beinteile kann durch den Vergleich der Querschnit oberen Drittel der betreffenden Glieder gemacht wurden, leic werden. Auf ihnen wurden nur die wichtigsten Borsten und die in halbaufgerichtetem Zustande gezeichnet. Zum leichteren außerdem noch eine Totalzeichnung plastisch ausgeführt worden einige weitere Zeichnungen zur exakten Festlegung der Term (fig 11—14).

Die Funktion der Gelenke wurde nach vorherigem Aufwe untersucht, da nur wenige lebend beobachtet werden konnten, d einzelnen Teile der Beine vorsichtig voneinander gelöst und die dem Binokular betrachtet und gezeichnet.

Von den Amphizoiden konnten leider keine Zeichnungen den, da nur zwei Exemplare in der Sammlung vorlagen und nich behandelt werden durften.

Die Reihenfolge der Behandlung der einzelnen Tribus gesc systematischen Katalog von Zimmermann im Junk-Schenk und zwar sind folgende Gruppen untersucht worden:

Systematische Übersicht der untersuchten Gru

Fam. Amphizoidae.
Amphizoa insolvens Lec.
Fam. Hygrobiidae.
Hygrobia hermanni F.
Fam. Dytiscidae.

I. Subfam. Noterinae.

1. Tribus Notomicrini. —
2. Tribus Suphisini.
   Suphis cimicoides Aubé.
3. Tribus Noterini.
   Noterus clavicornis de Geer.
   Noterus crassicornis Müll.
4. Tribus Hydrocanthini.
   Canthydrus brevicornis Sharp.
   Hydrocanthus iricolor Say.

II. Subfam. Laccophilinae.

Laccophilus decipiens Lec.
Laccophilus minutus L.
Laccophilus variegatus Germ.

III. Subfam. Hydroporinae.

1. Tribus Vatellini.
   Vatellus coarctatus Er.
   Derovatellus lentus Wehncke.
2. Tribus Hydrovatini,
   Hydrovatus cuspidatus Kunze.
   Hydrovatus nigricans Sharp.
3. Tribus Hyphydrini.
   Hyphydrus elegans Mont.
   Hyphydrus ovatus L.
4. Tribus Bidessini.
   Bidessus unistriatus Schranck.
5. Tribus Hydroporini.
   Necterosoma penicillatum Clark.
   Coelambus impressopunctatus Schall.
   Coelambus parallelogrammus Ahr.
   Herophydrus guineenses Aubé.
   Hygrotus decoratus Gyll.
   Hygrotus inaequalis F.
   Hydroporus erythrocephalus L.
   Hydroporus planus F.
   Deronectes elegans Panz.
   Deronectes halensis F.
6 Tribus Methlini. —

IV. Subfam. Colymbetinae.

1. Tribus Copelatini.
   Copelatus ruficollis Schall.
2. Tribus Agabini.
   Plathynectes decempunctatus F.
   Ilybiosoma regularis Lec.
   Platambus maculatus L.
   Agabinus glabrellus Motsch.
   Agabus erichsoni Gemm.
   Agabus bipustulatus L.
3. Tribus Colymbetini.
   Ilybius ater de Geer.
   Coptotomus interrogatus F.

Lancetes lanceolatus Clark.
Rhantus exoletus Forst.
Colymbetes fuscus L.
Colymbetes paykulli Er.
Meladema coriacea Cast.

V. Subfam. Dytiscinae.

1. Tribus Eretini.
   Eretes sticticus L.
2. Tribus Hydaticini.
   Hydaticus seminiger de Geer.
   Hydaticus stagnalis F.
3. Tribus Thermonectini.
   Graphoderes cinereus L.
   Graphoderes zonatus Hoppe.
   Rhantaticus congestus Klug.
   Sandrocottus chevrolati Aubé.
   Aethionectes fulvonotatus Clark.
   Thermonectes nigrofasciatus Aubé.
   Thermonectes marmoratus Hoppe.
   Acilius canaliculatus Nicol.
   Acilius sulcatus L.
4. Tribus Dytiscini.
   Dytiscus latissimus L.
   Dytiscus circumcinctus Ahr.
   Dytiscus dimidiatus Bergstr.
   Dytiscus marginalis L.
5. Tribus Cybistrini.
   Homoeodytes scutellaris Germ.
   Megadytes glaucus Brullé.
   Regimbartina pruinosus Reg.
   Cybister binotatus Klug.
   Cybister laterimarginalis de Geer.
   Cybister limbatus F.
   Cybister marginicollis Boh.
   Cybister owas Cast.
   Cybister senegalensis Aubé.
   Cybister sugillatus Er.
   Cybister tripunctatus Ol. var. africanus Cast.

## IV. Eingehende Beschreibung des Dytiscidenschwimmbeines und Festlegung einer allgemeinen Terminologie.

a) Die Dytisciden bewegen im Gegensatz zu den Hydrophiliden ihre Hinterbeine gleichzeitig in derselben Richtung. Man kann die Schwimmbeine mit stark modifizierten Rudern vergleichen, da sie, wie die Ruder das Boot, den Körper vorwärts treiben. Alle Glieder sind in ihrem Bau durch die Funktion beeinflußt.

b) Das eigentliche Ruderorgan setzt sich zusammen aus: Trochanter, Femur, Tibia und Tarsus. Der Ansatzpunkt des Ruders befindet sich im Coxa-Trochantergelenk, denn die Hüfte ist fest und unbeweglich in dem Körper eingefügt. In diesem Gelenk läßt sich das Bein im Höchstfalle um 180 Grad in einer Ebene parallel zur Körperunterseite bewegen. In der Ruhe- und Atem-

stellung werden Trochanter und Femur im rechten Winkel zur Körperlängsachse seitwärts vom Körper abgehalten. Bei der Ausgangsstellung zum Schwimmen werden sie etwas nach vorne gezogen und dann stark nach hinten geschlagen, bis sie fast parallel zur Körperlängsachse liegen. Nur beim Putzen der Schwimmbeine durch die Vorderbeine und Mundwerkzeuge werden sie besonders stark nach vorne gezogen. Beim Schwimmen selber werden Trochanter und Femur nur um etwas mehr als 90 Grad bewegt. — Trochanter und Femur sind nahezu fest miteinander verbunden, das Gelenk zwischen ihnen ist reduziert, sie bilden eine einheitliche Fläche und streichen dicht über der Körperunterseite dahin. — Das Femur-Tibialgelenk läßt einen Ausschlag der Tibia gegen das Femur um etwas mehr als 90 Grad zu. Die Gelenke werden im Zusammenhang mit denen des *Procrustes* eingehend beschrieben (S. 15/21). In der Ruhe- und Ausgangsstellung zum Schwimmen ist das Gelenk gestreckt, die Tibia steht mit dem Femur in einer Richtung. Beim Vorziehen des Beines nach erfolgtem Schlag knickt das Gelenk ein, die Tibia bildet mit dem Femur einen Winkel von 90 Grad, so daß sie dem Wasser wenig Widerstand entgegensetzt. Das Femur-Tibialgelenk gestattet in gebeugtem Zustande eine schwache Drehung der Tibia um ihre eigene Achse. Marg. Bayer (1924) glaubt dadurch eine größere Elastizität des Ruderorgans gewährleistet zu sehen. — Der Tarsus ist in der Tibia so eingelenkt, daß er sich um 90 Grad um seine Längsachse drehen kann. Beim Schlag stellt er seine Breitseite gegen das Wasser, beim Vorziehen dreht er dagegen seine scharfe obere Kante dem Wasser entgegen. — Die Tarsalglieder sind untereinander nur wenig beweglich. Beim Schwimmstoß ist der Tarsus mit seiner Rückseite gegen das Wasser gerichtet, er ist etwas nach oben gekrümmt; beim Vorziehen des Beines dagegen wird er gestreckt.

Die Hüfte (fig 11), als Basis des Schwimmorganes, ist fest in dem Körper eingefügt; dadurch wird eine hohe Stabilität erreicht. Außerdem paßt sich die Hüfte an die Form der Körperunterseite vollständig an, so daß störender Wasserwiderstand vermieden wird. Ein Hüftgelenk ist beim ausgefärbten Tier nicht mehr erkennbar. Die beiden Hüften sind in der Mittellinie (m) geradlinig und fest miteinander verwachsen und erstrecken sich seitlich bis unter die Epipleuren der Flügeldecken (ep), so daß sie das Abdomen auf der Unterseite vollständig vom Metasternum (st III) trennen. Jede Hüfte wird vorn vom Metasternum (st III), Episternum III (epst III) und Epimeron III begrenzt. Sie ist mit ihnen fest verwachsen, während sie hinten in das sie begrenzende Abdominalsegment (as) nur fest eingefügt ist, außer bei *Bidessus*, bei dem auch diese Teile fest miteinander verwachsen. Jede Hüfte besteht aus Innen- und Außenlamelle (il und al), die durch die Coxallinie (c) mehr oder weniger vollständig voneinander getrennt sind. Die Innenlamelle bildet die Gelenkpfanne des Coxa-Trochantergelenkes. Die Außenlamelle dagegen bildet vom Vorder- und Hinterrand (vr und hr) nach innen in die Leibeshöhle große Falten als Ansatzstellen der riesigen Muskulatur, die das Femur bewegt. Der Vorderrand (vr) trifft in einem in der Gruppe sehr verschieden großen Winkel a auf die Mittellinie. Der Vorderrand ist meist nach vorne vorgewölbt, biegt aber nahe dem Seitenrand (sr) nach hinten um, verschwindet unter der Epipleure und vereinigt sich dort, nachdem er nochmals angestiegen ist, mit dem Hinterrande der Hüfte (hr). Dieser ist in der Regel S-förmig geschwungen und seitlich nach vorne gezogen. Er beginnt nahe der Mittellinie an der Eintrittsstelle für den Trochanter. Je nach der Ausdehnung des Vorderrandes bildet sich der seitliche Teil des Metasternums zu mehr oder weniger schmalen Metasternalflügeln (ms) aus. Am

hinteren Ende der Hüfte erhebt sich nahe der Mittellinie der Hüftfortsatz (cf), der aus Teilen der Innen- und Außenlamelle bestehend, sich waagerecht über die Trochantereinlenkung legt. Dadurch wird die Einlenkung geschützt, die Bewegungsmöglichkeit von Trochanter und Femur auf eine dem Körper parallele Ebene beschränkt. Nach innen, gegen das Abdominalsegment hin, bildet sich eine kugelige Verdickung aus, die die Gelenkhöhle dort begrenzt.

Der Trochanter (fig 12 a und b) ist von länglicher Gestalt und stets eng an das Femur angefügt. Er paßt sich deshalb auch ganz in der Form seiner Ober- und Unterseite (o und u) an die des Femurs an. Die Innenkante (ik) bildet stets die Verlängerung der Innenkante des Femurs; die Außenkante (ak) überwallt ringförmig die Eintrittsstelle des Femurs in den Trochanter. Distal ist der Trochanter häufig zu einer Spitze (ds) ausgezogen. Die Beborstung der Oberseite ist sehr variabel.*) Der Trochanter bildet in seinem proximalen Teil das wichtigste Gelenk des Schwimmbeines, das Coxa-Trochantergelenk. (Nähere Beschreibung siehe S. 17.)

e) Das Femur (fig 12 a und b) führt im Wasser lediglich eine Bewegung parallel zur Körperunterseite aus. Um Wasserwiderstände zu vermeiden, ist es auf seiner Ober- und Unterseite (o und u) meist stark abgeflacht und besitzt eine scharfe Außenkante (ak). Bei den höheren Formen paßt es sich sogar ganz der Wölbung der Körperunterseite an und ist deshalb auf seiner Oberseite ausgehöhlt. Um Platz für die starke Tibialmuskulatur zu schaffen, ist es meist distal stark verbreitert. Zur Vergrößerung der Ausschlagsmöglichkeit der Tibia dient in der Regel eine distal auf der Oberseite ausgebildete Tibialfurche (tf). Um ein Überschlagen der Tibia nach unten zu vermeiden, ist der distale Rand nur auf der Oberseite kürzer, während der untere Apikalwinkel als vorspringender Lappen die Wurzel der Tibia stützt. Auf der Oberseite der Kuppe (k), dem proximalen, abgerundeten Teil des Femurs, befinden sich stets Borsten (b), während die Beborstung der übrigen Teile variiert.

f) Die mit einem Scharniergelenk (nähere Beschreibung siehe S. 18/19) in das Femur eingelenkte Tibia (fig 13 a—c) wendet beim Rückstoß ihre Oberseite (o) dem Wasserstrom entgegen. Die Wölbung der Oberseite ist meist stärker als die der Unterseite (u), jedoch nicht wie jene gleichmäßig, sondern zur Innenkante (ik) plötzlich stark abfallend. Die Außen- und Innenkante (ak und ik) sind scharfe Kanten und mit Borsten besetzt. Neben diesen Kanten stehen auf der Oberseite starre Schwimmhaare (sh), die dichte Säume bilden und mit einem Kugelgelenk eingelenkt sind. Sie legen sich beim Vorziehen des Beines an die Tibia an und werden beim Rückstoß passiv aufgerichtet, finden an Außen- und Innenkante ihre Widerlager, bilden infolge ihres dichten Zusammenstehens eine Fläche und vergrößern so erheblich die Schwimmfläche der Tibia. Die Beborstung der Ober- und Unterseite sowie der distalen Ränder (r) ist variabel; jedoch ist sie meist auf der dem Wasser beim Rückstoß zugekehrten Seite stärker als auf der andern. Die Tibialsporne (usp und osp) dienen bei den Formen, bei denen sie kräftig ausgebildet sind (z. B. *Dytiscus)* als Stütze des Körpers auf dem Lande (vgl. Wesenberg-Lund).

*) Die größeren Borsten auf den Flächen liegen stets in Gruben und stellen so dem Wasser anscheinend den geringsten Widerstand entgegen. — Von Korschelt sind spezielle Untersuchungen über die Hautsinnesorgane des Dytiscus gemacht worden. (Kap. V.) Es wurden von ihm an dem Schwimmbein lediglich verschieden geartete Tastsinnesorgane, besonders Sinnesborsten und -haare gefunden. Diese stehen hauptsächlich auf den, beim Rückstoß dem Wasser zugewendeten Flächen und Kanten von Tibia und Tarsus. Doch ist es nicht sicher, ob tatsächlich alle als Borsten erscheinenden Anhänge des Beines Sinnesfunktionen besitzen. Deshalb soll in der vorliegenden Arbeit nur der allgemeine Begriff „Borste" angewendet werden.

g) Der Tarsus (fig 14 a—d) ist um seine Längsachse um 90 Grad drehbar in der Tibia eingelenkt (nähere Beschreibung siehe S. 19/20). Er ist stets fünfgliedrig und wie die andern Teile des Beines zweiseitig abgeflacht. Beim Schwimmen wird die eine Breitseite, — sie entspricht der Oberseite der Tibia —, voll gegen das Wasser gewendet. Da auch in der Ruhestellung wie beim Rückstoß die Fläche des Tarsus gegen die Fläche der Tibia im rechten Winkel gedreht ist, erscheint es vorteilhaft, hier von einer Rück- und Vorderseite (r und v) statt von einer Ober- und Unterseite (o und u) zu sprechen. Dementsprechend werden die Kanten zu Ober- und Unterkante (ok und uk). Beim Vorziehen des Schwimmbeines wird der Tarsus zurückgedreht und setzt so dem Wasser den geringsten Widerstand entgegen. Die einzelnen Tarsalglieder, die an sich schon untereinander wenig beweglich sind, werden beim Rückstoß starr und bilden eine einheitliche Fläche. (Gelenke der einzelnen Tarsalglieder S. 21.) Die Aussteifung wird durch das tütenförmige Ineinanderstecken der Glieder begünstigt. Die einzelnen Glieder nehmen vom 1. zum 4. an Größe ab. Das 5. Glied ist meist länger als die beiden vorigen. Es besitzt distal auf seiner Vorderseite 2 tiefe Klauenausschnitte (oka und uka), die ein Einschlagen der beiden Klauen (kl) zur Rückseite hin ermöglichen. Zwischen beiden Ausschnitten liegt ein distal vorspringender Mittellappen (ml), der die Klauenein lenkungen zum Teil bedeckt. Die beiden Klauen stehen hintereinander. — Wie bei der Tibia Ober- und Unterseite, so sind hier am Tarsus Vorder- und Rückseite verschieden stark gewölbt und zwar hat die Rückseite eine stärkere Wölbung. Auf die gleiche Art wie bei der Tibia (vgl. S. 10) sind auch hier Schwimmhaare an entsprechenden Stellen inseriert und haben die gleiche Funktion. Die Borsten stehen stets auf der unteren Kante, häufig auch noch an den distalen Rändern der einzelnen Glieder.

## V. Aufgabe des 3. Beinpaares typischer Land- und Wasserkäfer (*Procrustes* und *Dytiscus*).

a) Die höheren Dytisciden zeigen in Bau und Lebensweise eine vorzügliche Anpassung an das Wasserleben. Die primitiveren Dytisciden sind dagegen nicht so gut angepaßt und zeigen u. a. auch im Bau ihrer Schwimmbeine viele Anklänge an die Carabiden; beide sind ja zweifellos miteinander verwandt.

Im folgenden Abschnitt soll deshalb ein Carabide mit einem Dytisciden verglichen werden. Auf diese Art ist die Möglichkeit gegeben, durch Gegenüberstellung eines typischen Land- und eines typischen Wasserkäfers die Anpassungen der Dytisciden an das Wasserleben im Einzelnen genau festzustellen und gleichzeitig auf die Entwicklungshöhe Rückschlüsse zu ziehen. Als Typ des Landkäfers soll hier *Procrustes* herangezogen werden. Welchen von den Carabiden man auswählt, ist gleichgültig, da alle größeren einheimischen Arten nahezu uniform sind. Als Typ des Wasserkäfers soll *Dytiscus* verwendet werden, der der bekannteste Schwimmkäfer ist. Über Körperform, Mechanik der Bewegung des Beines als Ganzes und die Funktion des Coxa-Trochantergelenkes sind schon von Blunck eingehende, vergleichende Untersuchungen gemacht worden (in: „Das Leben des Gelbrandes“ und „Zur Biologie des Tauchkäfers *Cybister laterimarginalis*“). Blunck benutzte zum Vergleich allerdings nicht *Procrustes* und *Dytiscus*, sondern *Calosoma*, *Cybister* und *Dytiscus*. Seine Resultate sind jedoch den meinigen analog. Deshalb konnte ich mich in der allgemeinen Betrachtung stark an seine Untersuchungen anlehnen.

b) Der Körper von *Procrustes* ist stark gewölbt. Kopf, Thorax und Abdomen sind mehr oder weniger scharf abgesetzt und beweglich. Auf den Flügeldecken befindet sich eine reiche Skulptur. Der Körper des Landkäfers kann ohne weiteres Wölbungen, vorspringende Ecken und Leisten besitzen, da der Luftwiderstand bei der Fortbewegung ohne Bedeutung ist. — Im Gegensatz dazu ist der Körper des *Dytiscus* als Schwimmkäfer dorsoventral abgeflacht. Die Grundform ähnelt einem mehr oder weniger gestreckten flachen Ellipsoid (vgl. Blunck 1922). Alle Einschnitte und vorspringenden Ecken sind verlorengegangen. Kopf, Thorax und Abdomen gehen ohne Einbuchtung und Taillenbildung ineinander über. Der Kopf ist tief in die Vorderbrust eingelassen, und diese ist durch einen besonderen Prosternalfortsatz mit den anderen Brustabschnitten fest verbunden. Durch diese feste Einfügung der einzelnen Teile ineinander ist eine Beweglichkeit um die Längsachse unmöglich, und der Körper wird zu einem einheitlichen starren Gebilde. Vorspringende Ecken werden beseitigt, um Strudelwirkungen zu vermeiden; der Körper wird abgeflacht, um den Reibungswiderstand des Wassers zu verringern.

c) Bei den Carabiden werden alle drei Beinpaare zur Lokomotion benutzt. Die Hinterbeine der Carabiden haben, zusammen mit den beiden vorderen Beinpaaren, den Körper über den festen Boden zu heben, ihn zu stützen und vorwärts zu bewegen. Die Beine finden ihr Substrat unter sich, und nur ein ganz geringer Teil von ihnen — die Sohle des Tarsus und die Tibialsporne — kommt gewöhnlich mit ihm in Berührung. Sie wirken als Hebel, die den Körper über den Boden heben und gleichzeitig nach vorne schieben. Da die Angriffsfläche, mit der sie den Boden berühren, nur klein ist, befinden sich auf ihr Unebenheiten, die ein Ausgleiten verhindern sollen (Borsten). — Beim Schwimmen der Dytisciden haben nur die Hinterbeine die Aufgabe, den Körper vorwärts zu bewegen. Die Vorderbeine werden in eine zwischen Vorder- und Mittelbrust gelegene Grube eingezogen, so daß sie dem Wasser keinen Widerstand leisten. Die Mittelbeine werden beim schnellen Schwimmen an den Körper angezogen, hängen aber beim langsamen Schwimmen frei in das Wasser. Blunck hält sie für Seitensteuer. Die Hinterbeine des *Dytiscus* besitzen zwar relativ nahezu die gleiche Länge wie die des *Procrustes*, doch hat sich das Längenverhältnis der einzelnen Teile untereinander verändert. In ihrer Hauptfunktion als Schwimmbeine wirken sie als Ruderflächen; ihre Aufgabe im Wasser besteht lediglich darin, den Körper vorwärts zu bewegen; eine Stützfunktion fällt fort, weil der Käfer schwimmt und sogar etwas leichter als das Wasser ist; denn die Atemluft unter den Flügeldecken verringert sein spezifisches Gewicht. Allerdings bekommt die vorwärts treibende Kraft der Schwimmbeine durch die schräge Stellung, die der Käfer in den meisten Fällen im Wasser einnimmt, eine Komponente nach unten. Die schräge Lage des Käfers (Hinterleib schräg aufwärts gerichtet) kommt durch die ungleiche Gewichtsverteilung zustande, die besonders durch die Atemluft unter den Flügeldecken hervorgerufen wird. Da die Beine aber infolge ihrer Einlenkung (vgl. pag. 8) nur dicht über die Körperunterseite streichen können, wird aus einer rein vorwärts gerichteten Bewegung eine vorwärts- und schräg nach unten gerichtete. Eine gleichmäßige, allerdings ruckweise Vorwärtsbewegung wird durch gleichzeitiges und gleichsinniges Bewegen der Beine erzeugt, während die Carabiden ihre Beine alternierend bewegen. Dabei wird außerdem durch die aufgerichteten Schwimmhaare (vgl pag. 10/11) beim Rückstoß die dem Wasser entgegengestellte Fläche vergrößert.

d) Blunck ist in seinen Arbeiten nur auf die Beine im Ganzen und auf

ihre Funktion näher eingegangen. Es erscheint jedoch wichtig, auch die einzelnen Teile der Beine der beiden Käfer in Bau und Funktion miteinander zu vergleichen, um spezielle Anpassungen des *Dytiscus* an das Wasserleben noch genauer begründen zu können. Wenn sich in folgendem Abschnitte die Beschreibung der einzelnen Teile des Dytiscusbeines mit denen des Absatzes IV auch teilweise decken, so ist dieses zur klaren Heraushebung des Unterschiedes zum Procrustesbein unbedingt notwendig.

d 1. Die Hüften des *Procrustes* (fig 15) sind quer und schwach beweglich eingefügt, nicht eingewachsen. Sie liegen im Gebiet des ersten Abdominalsegmentes und stoßen in der Mittellinie in einer ganz kurzen Strecke zusammen, sind aber nicht miteinander verwachsen. Sie erreichen die Seitenränder des Körpers nicht. Die Außenlamelle liegt auf ihrer Unterseite und ist nur zu einem ganz kleinen Teile sichtbar. Die Trochantereinlenkungen liegen weit voneinander entfernt. Sie befinden sich an den hinteren verschmälerten Teilen der Hüften. Die nicht starre Insertion der Hüfte gestattet eine allerdings geringe Aufrichtung des Beines. Das Coxa-Trochantergelenk ist einem Kugelgelenk ähnlich (vgl. S. 17). Die Hinterhüften des *Dytiscus* (fig 86) sind mit dem Vorderrand mit dem Metasternum verwachsen, mit dem Hinterrand fest in das Abdominalsegment eingefügt und erscheinen infolgedessen als Rumpfelemente. Sie sind in der Mittellinie in ihrer ganzen Länge geradlinig miteinander verwachsen. Die Außenlamellen sind große, dünne Platten, die sich unter den Epipleuren bis zum Seitenrande ausdehnen. Die Innenlamelle ist durch die Coxallinie vollständig von der Außenlamelle getrennt. Distal ist an jeder Hüfte ein Fortsatz ausgebildet. Die Fortsätze überdecken die nahe beieinanderliegenden Einlenkungen der Trochanteren vollständig. Die Quernaht des Metasternums vor dem Vorderrand der Hüfte fehlt. Die Hinterhüften fallen wie der ganze Hinterleib nach den Seiten ab, so daß an der Mittellinie eine Basalfläche entsteht, die aus Teilen des Pro-, Meso- und Metasternums sowie den Innenlamellen und den Fortsätzen der Hinterhüften gebildet wird. Infolge der festen Einfügung der Hüfte und der Anpassung an die Körperform werden Wasserwiderstände vermieden; weiterhin wird eine feste Ansatzstelle für das Bein und durch die Verbreiterung der Hüften Platz für die mächtig entwickelte Schwimmusukulatur geschaffen. Durch das Herüberwachsen der Fortsätze über die nahe beieinander liegenden Trochantereinlenkungen werden die Beine gezwungen, stets parallel zum Körper zu schlagen.

d 2. Der Trochanter des *Procrustes* (fig 16) ist abgerundet, besitzt einen kurz abgesetzten Hals. Er ist auf der Unterseite blasig aufgetrieben, auf der Oberseite abgeflacht und nur wenig an das Femur angefügt. — Der Trochanter des *Dytiscus* (fig 87 a u. b) dagegen ist lang, distal zugespitzt. Er besitzt einen schmalen, aber nicht plötzlich abgesetzten Hals. Er ist auf beiden Seiten abgeflacht, eng an das Femur angepaßt und bildet mit ihm einen einheitlichen Körper. Bei einem Vergleich der beiden Trochanter zeigt der des *Dytiscus* typische Anpassungen an das Wasserleben; er wird ganz dem Femur angegliedert, um unnötige Wasserwiderstände zu vermeiden.

d 3. Das Femur des *Procrustes* (fig 16) ist lang und schlank, es überragt den Seitenrand des Körpers bedeutend. Seine Oberseite ist schwach ausgehöhlt, der Wölbung des Hinterleibes nur annähernd angepaßt. Seine Unterseite ist stark gewölbt; auf ihr befindet sich distal nur ein Gelenkausschnitt für die Tibia. Das Femur ist bei *Procrustes* ein sehr wichtiger Teil des Beines, denn infolge seiner Länge werden die Stützpunkte des Körpers weit nach außen verlagert und so ein Umfallen des Käfers vermieden. — Das Femur des *Dytiscus*

(fig 87 a u. b) ist bedeutend breiter und kürzer; es reicht nur bis zum Seitenrande des Körpers. Seine Oberseite ist ebenfalls ausgehöhlt, jedoch der Wölbung der Hüfte bedeutend stärker angepaßt als bei *Procrustes*; es streicht deshalb bei der Bewegung ganz dicht über sie hinweg. Seine Außenkante ist eine scharfe Kante. Auf der Unterseite ist das Femur stark abgeflacht; eine gut ausgebildete Tibialfurche auf der Oberseite gestattet ein stärkeres Einschlagen der Tibia. Das Femur ist bei *Dytiscus* verkürzt, es streicht unmittelbar auf der Körperunterseite dahin und vermeidet dadurch Wasserwirbel; auch die Ausbildung einer scharfen Außenkante sowie die Abflachung der Unterseite wirkt dahin, den Wasserwiderstand zu verringern. Das Femur-Tibialgelenk ist bei beiden Gruppen ein Scharniergelenk (Beschreibung siehe S. 18). Es bedingt bei beiden nahezu den gleichen Ausschlagswinkel, jedoch ist die Tibia bei *Procrustes* schräg nach unten gerichtet, während sie bei *Dytiscus* nahezu waagerecht liegt.

d 4. Die Tibia des *Procrustes* (fig 17) ist lang und sehr schlank, von nahezu drehrundem Querschnitt. Innen- und Außenkante sind nur durch distal gerichtete Borstenreihen angedeutet. Der distale Rand ist gleichmäßig gerundet und mit Borsten bestellt. Die beiden Sporne sind kurz und auf der Innenseite abgeflacht. Die Tibia des *Procrustes* ist der wichtigste Teil des Beines, da sie dieHauptarbeit beim Vorwärtsschieben des Körpers verrichtet. Außer mit der Sohle des Tarsus stemmt sich der Käfer auch noch mit den Tibialspornen gegen den Boden. — Die Tibia des *Dytiscus* (fig 88 a—c) dagegen ist sehr kräftig, breit und bedeutend kürzer als die des *Procrustes*. Sie hat einen nahezu dreieckigen Querschnitt, da die Unterseite nur schwach gewölbt ist, die Oberseite dagegen eine starke Wölbung besitzt. Die kräftigste Kante ist die Außenkante; vor ihr und der Innenkante befindet sich auf der Oberseite je ein Schwimmhaarsaum. Die Schwimmhaare sind eine Neuerwerbung der Dytisciden und bewirken eine Verbreiterung der Fläche beim Rückstoß. Borsten sind in mehreren Reihen und in verschiedener Anordnung, jedoch zahlreicher als bei *Procrustes*, vorhanden. Die Tibialsporne sind groß und sehr kräftig; der obere ist so lang wie das erste Tarsalglied.

d 5. Der Tarsus des *Procrustes* (fig 18 a u. b) ist schlank, die einzelnen Glieder sind gegeneinander hin zur Sohle, auf der das Tier läuft, beweglich (Beschreibung des Gelenkes siehe S. 19). Die Beweglichkeit wird durch eine Aushöhlung am distalen Rande der Glieder auf der Sohle ermöglicht. Die Sohle wird seitlich durch je eine Borstenreihe begrenzt. Die einzelnen Glieder sind proximal schmal, werden distal breiter und sind dort seitlich vorgezogen. Ihr Querschnitt ist nahezu dreieckig; jedoch ist die Außenkante abgerundet. Die einzelnen Tarsalglieder setzen mit der ganzen Sohle auf den Boden auf; dabei dienen die Borsten wohl in erster Linie zum Halt, vermitteln aber auch sicher Sinneseindrücke. Die Beweglichkeit der einzelnen Glieder gegeneinander ermöglicht ein stärkeres Anpassen an die Oberflächenform des Untergrundes. — Der Tarsus des *Dytiscus* (fig 89 a—c) besitzt nur eine Vorder- und eine Rückseite. Die Vorderseite ist nur wenig, die Rückseite dagegen stark gewölbt, da die Sohlenfläche des Carabidenbeines in sie einbezogen ist (vgl. Klaueneinlenkung). Die eine Sohlenkante ist vollständig verloren gegangen, während die andere scharf ausgebildet und zur unteren Kante des Tarsus geworden und dicht mit Borsten besetzt ist. Auch die obere Kante ist scharf, besitzt jedoch keine Borstenreihe, da sie aus der oberen Kante des Procrustestarsus hervorgegangen ist. Vor beiden Kanten steht auf der Rückseite ein Schwimmhaarsaum. Die distalen unteren Ecken sind auf der Vorderseite lappenförmig vor-

gezogen und legen sich auf den vorderen Teil des nächsten Gliedes hinüber. Beim Schwimmen wird die untere Kante der nächsten Glieder gegen diese Ecken gedrückt; sie dienen also zur Unterstützung der Aussteifung. Die einzelnen Glieder sind fest ineinander gefügt. (Gelenke siehe S. 21.) Der Tarsus, als größter Teil des Ruderorganes, hat auf Kosten der beiden vorigen Teile des Beines an Länge zugenommen und wirkt trotz seiner Gliederung als eine einheitliche Ruderfläche. Infolge dieser Aufgabe sind auch die Schwimmhaarsäume besonders lang und dicht; wie bei der Tibia richten sie sich beim Rückstoß automatisch auf und werden durch die Kanten gestützt. — Das letzte Glied des Tarsus von *Procrustes* (fig 18 a u. b) besitzt an seinem Ende zwei gleich lange, bewegliche und gebogene Klauen, die nebeneinander stehen. Am Ende der Sohle befindet sich für sie jederseits ein Klauenausschnitt. Von der Sohle her wird schließlich die Einlenkung durch einen vorgezogenen und abgerundeten Mittellappen geschützt. Die Klauen dienen zum Einkrallen in den Boden; sie stehen nebeneinander und sind scharf und beweglich. — Gemäß der Abflachung des ganzen Tarsus von *Dytiscus* findet auch eine starke Umbildung der Klaueneinlenkung statt (fig 89 c). Die eine Sohlenkante des Procrustestarsus ist zur unteren Kante des Dytiscustarsus geworden; damit rückt der untere Klauenausschnitt fast unmittelbar auf die untere Kante. Der Mittellappen sowie der andere Klauenausschnitt sind wie die ganze Sohle auf die Rückseite verlegt. Auf der Vorderseite ist als Abschluß des letzten Tarsalgliedes eine glatte Kante ausgebildet. Gleichzeitig mit der Einlenkung verändert sich auch die Lage der Klauen zueinander, sie liegen jetzt nicht mehr neben-, sondern hintereinander. Sie sind allerdings bei *Dytiscus* noch wie bei *Procrustes* gleich lang, gebogen und beweglich. Einige andere Dytisciden besitzen dagegen nur noch gerade und stumpfe Klauen, manche sogar nur eine Klaue *(Cybister* und *Laccophilus)*. Da die Schwimmkäfer sich hauptsächlich im Wasser aufhalten, haben die Klauen ihre Funktion als Klammerorgane verloren und sind dementsprechend reduziert.

d 6. Allgemeiner Bautyp der Gelenke an den Hinterbeinen von *Procrustes* und *Dytiscus*.

Die Gelenke an den Hinterbeinen beider Käfer, ausgenommen das Hüftgelenk, sind entweder Kugel- oder Scharniergelenke. Die Gelenke sind aber sämtlich stark modifiziert. Deshalb sollen im Folgenden erst beide Grundtypen des Kugel- und Scharniergelenkes bei den Arthropoden skizziert werden, um dann die speziellen Anpassungen an das Laufen und Schwimmen bei den Carabiden und Dytisciden besser erkennen zu können. — Die Beschreibungen der Grundtypen des Kugel- wie des Scharniergelenkes geschieht in Anlehnung an die Ausführungen von W. Giesbrecht (1921) und Marg. Bayer (1924).

Das Kugelgelenk (fig 1 a). Wie an jedem Gelenk der Arthropoden überhaupt, so finden sich auch am typischen Kugelgelenk zwei Gelenkrahmen (gr) und eine zwischen ihnen ausgespannte Gelenkhaut (gh). Größe und Gestalt der beiden Gelenkrahmen ist sehr verschieden. Der distale Teil des Gelenkes ist stets in den proximalen eingesenkt und erweitert sich zu einem kugeligen Gelenkkopf (gk), der proximal eine Öffnung zum Durchtritt der Muskulatur besitzt. Der Rand dieser Öffnung ist der Gelenkrahmen des distalen Teiles. Distal ist der Gelenkkopf durch einen Hals (h) vom übrigen Teil des Gliedes getrennt. Der proximale Teil des Gelenkes umschließt mit seinem Gelenkrahmen den Kopf; außerdem ist er umgeschlagen und bildet eine Duplikatur (dp), die sich einem Trichter gleich proximal verengert. Zwischen dem proximalen Rand der Duplikatur und dem Gelenkrahmen des Kopfes ist die

Gelenkhaut (gh) ausgespannt. — Das typische Kugelgelenk besitzt keine bestimmte Drehungsachse, die Beweglichkeit ist lediglich durch die Weite der Gelenkhaut bedingt.

Das Scharniergelenk (fig 1b). „Von Scharniergelenken, d. h. Gelenken, welche Drehungen ausschließlich in einer Ebene und um eine Achse erlauben, gibt es zwei Typen, mit tangentialer und mit diametraler Achse, d. h. die Gelenkhaut ist entweder nur an einer Gelenkseite, nicht bloß an einem Punkte, sondern eine Strecke weit verkürzt, oder sie ist an 2 Punkten verkürzt, die sich ungefähr diametral gegenüberstehen, wenn auch nicht immer an den Enden eines größten Durchmessers liegen." (Giesbrecht, Seite 465.) — Die Scharniergelenke der von mir zum Vergleich herangezogenen Carabiden und Dytisciden haben eine diametrale Achse, und so soll auch nur dieser Typ beschrieben werden. — Auch das Scharniergelenk besitzt wie das Kugelgelenk eine Gelenkpfanne (gpf) und einen Gelenkkopf (gk), jedoch ist die zwischen ihnen ausgespannte Gelenkhaut (gh) nicht überall gleichmäßig ausgebildet sondern ist an zwei sich diametral gegenüber liegenden Punkten verkürzt, so daß sie dort nur wenig dehnbar ist. Diese Stellen nennt Giesbrecht (1921) die Angeln (ag) des Gelenkes. Bei einer Bewegung beider Teile bleibt die Gelenk-

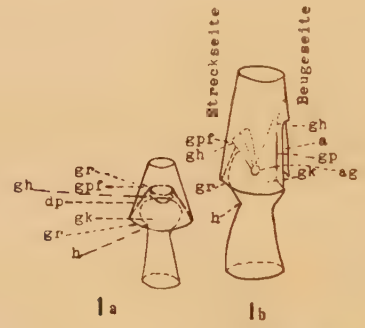



Fig. 1 a. Schema eines Kugelgelenkes.
Fig. 1 b. Schema eines Scharniergelenkes (aus M. Bayer, Über die Morphologie des Femur-Tibialgelenkes der Coleopteren).

haut in den Angeln (ag), durch die die Achse des Gelenkes geht, nahezu in Ruhe. „Die Festigkeit der Angeln kann aber noch dadurch erhöht werden, daß ein Fortsatz oder Knopf des einen Rahmens in eine Kerbe oder Pfanne des anderen hereinragt." (Giesbrecht, S. 462.) Der proximale Teil des Gelenkes besitzt an einer Seite einen Ausschnitt (a), der es ermöglicht, daß das Gelenk nur in dieser Richtung und hier besonders stark gebeugt werden kann.

Die Einlenkungsweise der Hüfte in den Körper hat mit den beiden Grundtypen nichts gemein. Das Hüftgelenk des *Procrustes*. Die Hüfte ist durch Intersegmentalhäute mit den sie umgebenden Stücken verbunden. Und zwar ist die hintere Intersegmentalhaut zwischen dem ersten Abdominalglied und der Hüfte ziemlich weit, während die vordere, zwischen Metasternum und dem Vorderrand der Hüfte straff ist. In der Mittellinie, in der die beiden Hüften anscheinend unmittelbar zusammentreffen, liegt tiefer, unter der Oberfläche, eine Mittellamelle, ein Stück des Metasternums, an die die beiden Hüften sich anlehnen. Die Hüften lassen sich nur in geringem Maße, da die untere Intersegmentalhaut gestrafft ist, nach vorne unter den Metasternalrand schieben. Eine Bewegung der Hüfte nach hinten ist erstens durch die straffe vordere Gelenkhaut und zweitens durch die Lage des Femurs, das sich gegen das Ab-

domen drückt, nicht möglich. Die Hüften des *Dytiscus* haben ihre Beweglichkeit vollständig eingebüßt. Die Interesegmentalhäute zwischen ihnen und den einzelnen sie begrenzenden Stücken sind wohl noch vorhanden, aber durch die Verwachsung des Vorderrandes mit dem Metasternum ist eine Bewegung unmöglich.

Das Coxa-Trochantergelenk des *Procrustes* (fig 2 a u. b) und *Dytiscus* ist das komplizierteste Gelenk am Hinterbein. Es nimmt im Bau eine Zwischenstellung zwischen Kugel- und Scharniergelenk ein, denn es besitzt bei *Procrustes* einen kugelförmigen Gelenkkopf und andererseits wohlausgebildete Angeln. Seine Funktion ist stets die eines Scharniergelenkes. — Der Trochanterkopf des *Procrustes*, der allseitig ausgeprägt ist, ist rings herum durch einen gut augebildeten Hals (h) abgesetzt. Auf der Ober- und Unterseite ist je ein etwas spiralig gedrehter Zapfen (z) ausgebildet; neben ihnen befindet sich am Kopf zur Außenkante hin je ein tiefer Einschnitt (e). — Die Zapfen des Trochanterkopfes ruhen in zwei tiefen Gruben (gr) der Gelenkpfanne, die den Zapfen entsprechend etwas spiralig gedreht sind. Die eine von ihnen liegt auf der Oberseite des kleinen Hüftfortsatzes, die andere ihr diametral gegenüber. Die Gelenkhaut ist allseitig zwischen Gelenkkopf und -pfanne, in der sie am

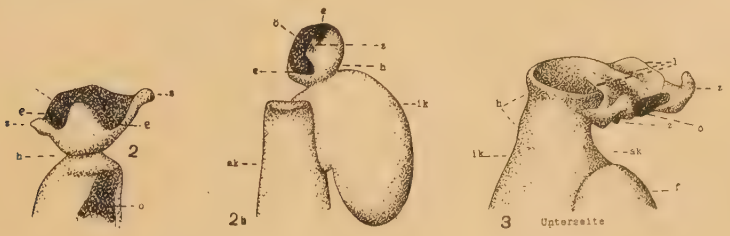



Fig. 2. *Procrustes coriaceus* Gelenkkopf des Trochanters von außen;
Fig. 2 b. derselbe seitlich.
Fig. 3. Gelenkkopf des Trochanters von *Dytiscus marginalis* von der Unterseite.

Rande der Duplikatur ansetzt, ausgebildet. Zapfen und Gruben liegen aber schon außerhalb der Gelenkhaut. — Der Trochanter bewegt sich nur in einer Ebene, so daß er immer dicht über der Körperunterseite dahinstreicht. Eine andere Bewegung wird außer durch den eigentlichen Gelenkbau (siehe oben) auch noch nach unten durch den etwas überspringenden Fortsatz der Hüfte, nach oben durch das Abdomen verhindert. Bei maximal seitwärts gestrecktem Bein liegt außerdem die Femurkuppe in einer Grube der Außenlamelle der Hüfte, die unten vollständig von der Innenlamelle überdeckt wird; außerdem ist dann der Trochanter rechtwinklig nach außen von der Längsachse des Körpers abgekehrt. Von dieser Stellung aus vermag er sich um ungefähr 100 Gr. nach hinten zu bewegen. — Das Coxa-Trochantergelenk des *Dytiscus* (fig 3) ist das am stärksten veränderte Gelenk am ganzen Schwimmbein. Das Gelenk besitzt wohl die gleichen Elemente und Mittel zur Erreichung der Zwangsläufigkeit in der Bewegung wie das des *Procrustes*, jedoch sind alle Teile stärker umgebildet, das Gelenk asymmetrisch. Vor allem ist die Kugelgestalt des Trochanterkopfes gänzlich verloren gegangen. Der Hals (h) ist nicht mehr scharf abgesetzt und kurz, sondern lang und schmal. Am Trochanterkopf fallen die mächtig ausgebildeten und spiralig gedrehten Zapfen (z) besonders auf; der der Unterseite ist größer als der der Oberseite. Die bei *Procrustes* proximal gelegene Trochanteröffnung (ö) zum Durchtritt der Muskulatur ist hier zur Außenkante hin verschoben und stark verkleinert. Proximal ist der

Gelenkkopf dafür geschlossen und mit starken, etwas unregelmäßig verlaufenden, Chitinleisten besetzt, zwischen denen in Rinnen die Muskeln, die das Bein bewegen, ansetzen. Die Flexoren inserieren unmittelbar, während die Extensoren durch eine Sehnenplatte ansetzen. Die Gelenkpfanne ist wie bei *Procrustes* gebildet, nur sind die Gruben, in denen die Zapfen des Trochanters liegen, entsprechend deren Größe tiefer. Die Ausbildung der Gelenkhaut weist *Procrustes* gegenüber keine Besonderheiten auf. Das Bein kann in diesem Gelenk eine Bewegung von 180 Gr. ausführen, so daß beide Male, bei maximalem Ausschlag, der Trochanter parallel zur Körperlängsachse steht. Da die Bewegungsachse etwas schräg auf der Längsachse des Trochanters steht, ist es diesem immer möglich, dicht über der gewölbten Körperunterseite zu streichen. Die Vorkehrungen, das Bein immer nur in einer Ebene schlagen zu lassen, liegen hauptsächlich im Gelenk selbst, außerdem legt sich aber der Hüftfortsatz dicht und weit über die Einlenkung und schützt den Trochanter auch so vor dem Überschlagen.

Das Trochanter-Femurgelenk des *Procrustes*. Zwischen Trochanter und Femur ist kein eigentliches Gelenk ausgebildet. Der Rand des Femurs greift vielmehr über den des Trochanters hinüber. Zwischen beiden ist eine Gelenkhaut ausgespannt, die eine geringe Beweglichkeit senkrecht zur Längs-

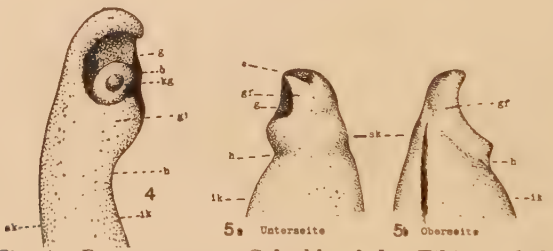



Fig. 4. *Procrustes cor.* Gelenkkopf der Tibia seitlich.
Fig. 5 a. *Dytiscus marg.* Gelenkkopf der Tibia von der Unterseite; Fig. 5 b derselbe von der Oberseite (linkes Bein).

achse zuläßt. — Bei *Dytiscus* ist diese Bewegungsmöglichkeit ebenfalls geschwunden, da sich der Trochanter dicht auf das Femur legt und seine Unterseite mit der des Femurs in einer Ebene liegt. Es wäre nur eine Beweglichkeit zur Oberseite hin möglich, die aber durch das darüber liegende Abdomen verhindert wird.

Die Besprechung des Femur-Tibiagelenkes von *Procrustes* und *Dytiscus* geschieht in enger Anlehnung an Marg. Bayer (1924), in deren Arbeit diese Gelenke beider Käfer eine eingehende Untersuchung erfahren. —

Das Femur-Tibiagelenk des *Procrustes* (fig 4) ist ein Scharniergelenk und ist symmetrisch gebaut. Die Gelenkpfanne ist am Femur, der Gelenkkopf an der Tibia ausgebildet. Der Gelenkkopf ist durch einen Hals, der aber nicht allseitig gleich gut ausgebildet ist, von der eigentlichen Tibia getrennt. Proximal, etwas zur Außenkante verschoben, weist er die Durchtrittsstelle (ö) für die Muskulatur auf. — Jederseits des Gelenkkopfes befindet sich eine tiefe, kreisförmige Grube (g). Sie ist etwas proximal verschoben und nicht vollständig geschlossen. In der Grube erhebt sich ein Kegel (kg); distal von ihm ist auf dem Gelenkkopf eine große Gleitfläche (gf) ausgebildet. Durch die beiden Kegel geht die Bewegungsachse des Gelenkes. — Die Femurpfanne weist dem Kegel und der Grube an den Seiten des Tibiakopfes entsprechende Bildungen in ihrem Inneren auf. Jederseits, etwas vom Gelenkrahmen proximal

verschoben, liegt, von außen sichtbar, ein erhabener Chitinring, der aber proximal offen ist und in dem der Kegel des Tibiakopfes ruht. Die Gelenkhaut, die zwischen beiden Gelenkteilen ausgebildet ist, setzt an Tibia und Femur allseitig an, läßt aber Kegel und Grube der Tibia sowie die Chitinringe des Femurs außerhalb, die dicht neben der Insertionsstelle der Gelenkhaut liegen. Als Besonderheit am Carabidenbein findet sich auf der Innenseite bei gestrecktem Bein eine große, chitinöse Platte, die zum größten Teil den Gelenkausschnitt ausfüllt. Bei gebeugter Tibia rutscht sie in die Gelenkpfanne des Femurs hinein. Die Tibia vermag sich in diesem Gelenk um ungefähr 140 Gr. zu bewegen. In maximal gestrecktem Zustande, bei einem Winkel von ungefähr 165 Gr. zwischen Femur und Tibia, liegt der distale Teil der Außenkante des Femurs in der Halsfurche der Tibia; der Kopf der Tibia ist in der Pfanne verschwunden, eine weitere Streckung ist nicht mehr möglich. Bei gebeugtem Gelenk stößt die Tibia an den Ausschnitt des Femurs, eine weitere Beugung ist unmöglich. Die Gelenkpfanne umfaßt den Gelenkkopf so eng, daß ein seitliches Ausweichen der Tibia verhindert wird, das Gelenk ist stabil. — Das Femur-Tibiagelenk des *Dytiscus* (fig 5 a u. b) ist asymmetrisch gebaut, entsprechend der verschieden starken Wölbung von Femur und Tibia. Proximal am Tibiakopf, der Außenkante genähert, befindet sich eine kleine Einkerbung (e), deren Bedeutung unklar ist (vgl. Bayer, 1924). Der Hals (h) der Tibia ist nur distal an der Innenkante scharf ausgeprägt. Auf der Unterseite weist der Gelenkkopf eine tiefe Grube (g) auf, die zu $^2/_3$ offen ist; ihr Rand ist zu einer Gleitfläche (gf) ausgebildet. — Auf der Oberseite ist der Tibiakopf ebenfalls ausgehöhlt und besitzt eine riesige Gleitfläche (gf). — Diesen unregelmäßigen Bildungen des Tibiakopfes entsprechen ebenfalls asymmetrische im Inneren der Femurpfanne. Sie hat auf der Unterseite einen nur distal ausgeprägten Kegelmantel. Auf der Oberseite erhebt sich eine Leiste, die nahe der Außenkante am stärksten ausgebildet ist und zur Innenkante hin allmählich verflacht. — Der Kegelmantel der Femurpfanne greift in die Grube des Tibiakopfes, die Gleitfläche auf der Oberseite der Tibia gleitet auf der Leiste des Femurs. Die Gelenkhaut inseriert wie bei *Procrustes* und läßt auch hier Kegel, Grube, Leiste und Gleitfläche frei. Statt einer großen Gelenkplatte in dem Femurausschnitt sind nur zwei kleine Chitininseln auf der Gelenkhaut ausgebildet, zwischen denen sich die Gelenkhaut beim Beugen faltet. — In dem Gelenk läßt sich die Tibia um 90 Gr. drehen. Gestreckt liegt sie mit dem Femur in einer Richtung, gebeugt steht sie im rechten Winkel zu ihm. In gebeugtem Zustande ist das Gelenk nicht stabil sondern gelockert. Die Femurpfanne liegt dem Tibiakopf nicht dicht an sondern läßt es zu, daß sich die Tibia jetzt sowohl nach oben wie nach unten bewegen kann. Da diese Beweglichkeit nur in gebeugtem Zustande möglich ist — in gestrecktem ist der Tibiakopf fest zwischen Kegel und Leiste des Femurs eingeklemmt —, ist ihre Bedeutung nur gering. Mir scheint sie dazu zu dienen, daß die Tibia beim Vorziehen ganz dicht über der Körperunterseite dahinstreicht.

Das Tibia-Tarsusgelenk des *Procrustes* (fig 6) ist ein Kugelgelenk, den Gelenkkopf bildet das 1. Tarsalglied, die Gelenkpfanne die Tibia. Der Hals (h) um den Gelenkkopf des Tarsus ist nicht allseitig ausgebildet; im unteren Teil, in der Verlängerung der Sohle, befindet sich vielmehr eine nahezu ebene Gleitfläche (gf), die sich bis zum proximalen Rande des Gelenkkopfes hinzieht. Im oberen Teil ist der Hals besonders tief und wird distal noch durch eine hohe Leiste (l) überwölbt. Die Gelenkpfanne der Tibia ist gleichmäßig gerundet. Im oberen Teil des Randes, etwas zur Innenkante gerückt, befindet

sich eine hohe Wölbung. Die Gelenkhaut ist allseitig zwischen dem Gelenkrahmen des Tarsus und dem der Duplikatur der Tibia ausgespannt. — Bei einer Bewegung nach unten, also einem Einschlagen des Tarsus gegen die Tibia, gleitet die gerade Gleitfläche so weit, bis sie der schrägen Duplikatur der Gelenkpfanne anliegt; die Gelenkhaut dehnt sich oben und faltet sich unten, ein weiteres Einschlagen ist nicht möglich. Eine Bewegung nach oben kann so weit geschehen, bis der Gelenkrahmen der Tibia in dem Hals des Tarsus ruht und dabei in der erhöhten Leiste (l) des Tarsus ein kräftiges Widerlager findet. Das Aufschlagen des Tarsus ist stärker als das Einschlagen gegen die Tibia. Die seitliche Bewegung ist gering und nur durch die Weite der Gelenkhaut bedingt. Die Leiste der Tibia liegt etwas schräg zur Innenseite verschoben, der Gelenkrahmen des ersten Tarsalgliedes liegt deshalb schräg auf, so daß der ganze Tarsus dadurch eine etwas auswärts gerichtete Stellung erhält. — Das Tibia-Tarsusgelenk des *Dytiscus* (fig 7 a u. b) ist, entsprechend seiner eigenartigen Beweglichkeit — der Tarsus läßt sich nur um 90 Gr. um seine Längsachse drehen —, besonders modifiziert. Das Gelenk ist wie das des *Procrustes* ein Kugelgelenk. Der Gelenkkopf des ersten Tarsalgliedes ist allseitig, wenn auch etwas unregelmäßig, ausgebildet; der Hals (h) jedoch erleidet an der oberen Kante durch eine Sperrleiste (sl), die sich in der Längsrichtung des

Fig. 6. *Procrustes cor.* Gelenkkopf des I. Tarsalgliedes seitlich.
Fig. 7 a. *Dytiscus marg.* Gelenkkopf des I. Tarsalgliedes Vorderseite,
Fig. 7 b. Rückseite (linkes Bein).

Kopfes erstreckt, eine Unterbrechung. Proximal wird der Gelenkkopf auf der Mitte der Vorderseite durch einen etwas gebogenen Dorn (d) überragt. — Der Gelenkrahmen der Tibiapfanne ist nicht gleichmäßig, sondern bildet in der unteren Hälfte besonders zur Unterseite hin eine scharfe Kante aus, während er in der oberen Hälfte gerundet ist. Im Inneren der Pfanne befindet sich an der Außenkante ein kleiner halbkreisförmiger Chitinring, an der Unterseite eine etwas erhabene Leiste, die auf der Mitte der Fläche beginnend zur Innenkante abflacht. Die Gelenkhaut ist wie üblich zwischen Tarsuskopf und Tibiapfanne ausgebildet, läßt aber Dorn und Chitinring außerhalb: sie ist weit und dehnbar. — Beim Vorziehen des Beines liegt der Tarsus mit der Tibia in einer Ebene. Die Sperrleiste am Tarsuskopf ruht in einer geringen Vertiefung an der Innenkante des Gelenkrahmens, der Dorn ruht an der Leiste an der Unterseite der Tibia. Beim Rückstoß dreht sich der Tarsus um 90 Gr., so daß die obere Kante des Tarsus auf der Oberseite der Tibia senkrecht steht; dabei schlägt der Dorn des Tarsuskopfes gegen den Chitinring an der Außenkante der Tibia, die Sperrleiste der unteren Kante ruht auf der Leiste der Unterseite der Tibia, wo sich beim Vorziehen des Beines der Dorn befand. Der Gelenkkopf wird von der Duplikatur der Pfanne eng umschlossen, so daß eine andere Bewegung als diese Drehung verhindert wird.

Die Gelenke zwischen den einzelnen Tarsalgliedern des *Procrustes* (fig 8 a u. b) besitzen alle den gleichen Bau und die gleiche Funktionsweise.

Sie sind nach dem Typus des Kugelgelenkes gebaut, weisen aber nicht so starke Umwandlungen auf wie das Tibia-Tarsusgelenk, sondern sind vielmehr die einfachsten Gelenke, die sich am Hinterbein finden. Der Gelenkkopf ist durch einen schwach ausgebildeten Hals (h) vom übrigen Tarsusglied getrennt. Der Kopf ist allseitig gleichmäßig ausgebildet und weist als einzige Besonderheit in der Verlängerung der oberen Kante einen proximal vorspringenden Dorn (d) auf. Dieser Dorn paßt in der im übrigen gleichmäßig ausgebildeten Gelenkpfanne in eine nur distal offene Höhlung hinein. Die Gelenkhaut ist allseitig zwischen Gelenkkopf und dem Rande der Duplikatur ausgebildet, läßt aber Dorn und Höhlung frei. — Die Rotationsbewegung wird durch den in der Höhlung sitzenden Dorn des folgenden Gliedes eingeschränkt. Die einzelnen Gelenke am Tarsus werden hauptsächlich eingeschlagen und gestreckt; dabei vergrößert eine Einbuchtung am distalen Ende des vorhergehenden Tarsalgliedes den Einschlagwinkel. — Ganz im Gegensatz zu *Procrustes* ist die Beanspruchung des Tarsus bei *Dytiscus* (fig 9) eine völlig andere (vgl. S. 11) und demzufolge ist der Bau der Gelenke wesentlich verschieden. Auch die Gelenke der Tarsalglieder sind wie alle Gelenke des *Dytiscus* asymmetrisch gebaut. Der Gelenkkopf (gk) ist klein; der Dorn (d), der bei *Procrustes* gut ausgebildet ist, ist hier nahezu reduziert und funktionslos. Der Hals (h) des Gelenkkopfes ist

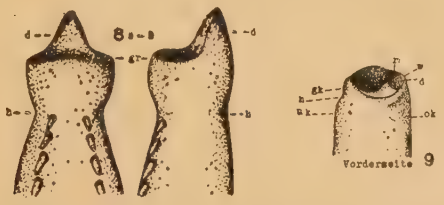



Fig. 8 a. *Procrustes cor.* Gelenkkopf eines Tarsalgliedes von der Sohle; Fig. 8 b. seitlich.
Fig. 9. *Dytiscus marg.* Gelenkkopf eines Tarsalgliedes Vorderseite (linkes Bein).

nur an der unteren Kante ausgebildet. Von der Mitte beider Seiten erhebt sich allmählich zur oberen Kante hin ein mächtiger Wulst (w), der höher als der Gelenkkopf zwischen sich und diesem eine tiefe Rinne (ri) entstehen läßt. — Dem gering ausgebildeten Gelenkkopf entsprechend ist auch die Gelenkpfanne flach und wenig ausgeprägt. Der tiefen Rinne des Gelenkkopfes entspricht eine Kante an der Gelenkpfanne, dem an der unteren Kante freien Gelenkkopf eine tiefe Furche der Gelenkpfanne. Die Gelenkhaut ist wie üblich zwischen Kopf und Pfanne ausgebildet. — Das Übereinandergreifen von den 2 halbkreisförmigen Leisten wirkt als Sperrvorrichtung. Die gleiche Funktion haben außerdem noch die vorspringende Kante der Vorderseite der Gelenkpfanne und die auf der Rückseite des Kopfes. Die Glieder können also nicht in der Richtung der Seiten, sondern nur in Richtung der Kanten bewegt werden, bis die eine Leiste fest in der Furche des anderen Gliedes ruht. Die seltsame und geringe Beweglichkeit der Tarsalglieder untereinander hängt mit der Funktion des ganzen Schwimmbeines zusammen, dessen Tarsus als Ganzes eine elastische Platte sein muß.

e) Die Veränderungen unter dem Einfluß des Wasserlebens sind also recht stark. Die wichtigsten seien noch einmal kurz zusammengefaßt: Die Beine werden gleichzeitig nach einer Richtung bewegt. — Die Hinterhüften vergrößern sich auf Kosten des Metasternums, verwachsen mit ihm, sind fest eingefügt und werden abgeflacht. — Die Trochantereinlenkungen nähern sich der Mittellinie und werden ganz von blattähnlichen Fortsätzen überdeckt; dadurch

findet eine Beschränkung auf die Bewegungsmöglichkeit parallel zum Körper statt. — Die einzelnen Teile des Beines sind breit und stark abgeflacht, so daß im Prinzip nur zwei Flächen, Ober- und Unterseite, bzw. Vorder- und Rückseite, vorhanden sind. Außerdem sind diese Flächen so stark wie möglich geglättet. — Das Femur verkürzt sich und schmiegt sich bei der Bewegung eng an die Unterseite des Körpers an. Auf seiner Oberseite bildet sich zur größeren Beweglichkeit der Tibia eine Tibialfurche, die von dem unteren Apikalwinkel überdeckt wird. — Die Tibia wird ebenfalls verkürzt und stark mit Borsten besetzt. Sie erlangt eine andere Lage zum Körper wie die des *Procrustes* (vgl. pag. 14). Die Tibialsporne werden vergrößert, wohl als Stütze des Körpers auf

Fig. 10 a. *Dytiscus marginalis* linkes Bein Oberseite; Fig. 10 b. rechtes Bein Unterseite.

dem Lande. Vor den scharf ausgeprägten Kanten an Tibia und Tarsus bilden sich weiterhin Schwimmhaarsäume aus; sie dienen zur Vergrößerung der Oberfläche beim Rückstoß. — Der Tarsus wird stark verlängert und als Ganzes im Tibialgelenk um seine Längsachse um 90 Gr. drehbar eingelenkt. Die einzelnen Tarsalglieder verlieren dagegen ihre Beweglichkeit. — Schließlich findet eine starke Veränderung der Klaueneinlenkung und eine Reduktion der Klauen infolge der Abflachung des Tarsus statt.

## VI. Gradweise Unterschiede in der Anpassung der Dytisciden-schwimmbeine an das Wasserleben.

a) *Dytiscus*, der im vorigen Abschnitt als Typ des Schwimmkäfers dem Laufkäfertyp gegenübergestellt wurde und dessen Anpassungen an das Wasserleben eingehend erörtert wurden, erweist sich nicht nur im Bau seiner Schwimmbeine, sondern auch in allen übrigen morphologischen Merkmalen als hochspezialisierter Dytiscide. Es sind aber bei weitem nicht alle Dytisciden so stark an das Wasserleben angepaßt wie gerade er, sondern ein großer Teil ist erheblich weniger differenziert. Man kann in der Familie der Dytisciden sogar eine sich gradweise steigernde Anpassung im Bau der Schwimmbeine erkennen. Auf diese Tatsache, auf die bisher noch nicht hingewiesen wurde, soll im folgenden näher eingegangen werden. Am geeignetsten erscheint es in diesem Falle, zuerst die einzelnen Teile des Beines und ihre zunehmende Anpassung an das Wasserleben zu untersuchen und dann erst das Bein als Ganzes zu betrachten. Bei der großen Vielgestaltigkeit der einzelnen Teile werden sich jedoch nicht alle Merkmale funktionell erklären lassen, da sie sich aber gleichzeitig mit den funktionell erklärbaren Merkmalen differenzieren, können sie gut zur Erhärtung der aufgestellten Anschauungen dienen.

b) Die Reihenfolge in der Behandlung der einzelnen Teile des Schwimmbeines soll jeweils mit den am wenigsten angepaßten Typen, die gleichzeitig dem Laufkäferbein noch am ähnlichsten sind, beginnen und bei den differenziertesten enden. Dabei braucht man aber nicht jede Tribus für sich zu behandeln sondern kann unschwer einzelne Tribus, die näher miteinander verwandt zu sein scheinen, zu Gruppen zusammenfassen. Diese Gruppen sollen deshalb zu Anfang jeden Abschnittes hervorgehoben werden.

b 1. Bei der Hüfte macht sich die Tendenz bemerkbar, sie immer fester in den Körper einzufügen und mit ihm zusammen zu einem einheitlichen Stück werden zu lassen. Weiterhin wird sie auf Kosten des Metasternums immer breiter und mächtiger, um der stärker werdenden Schwimmbeinmuskulatur genügend Ansatzflächen zu geben. Schließlich rücken die Einlenkungsstellen der Trochanteren näher zusammen und werden von vorspringenden Fortsätzen überdeckt, so daß die Bewegungsmöglichkeit von Trochanter und Femur immer mehr beschränkt wird. Bei all dieser Differenzierung wird aber jedes Hinausragen über die Körperoberfläche vermieden, um den Wasserwiderstand möglichst zu verringern. Dabei lassen sich 4 verschiedene Typen des Hüftbaues unterscheiden, die die verschieden starke Anpassung an das Wasserleben kennzeichnen.

Gruppe I: Fam. *Amphizoidae* und *Hygrobiidae*, Tribus *Suphisini* (fig 19, 21, 25). Sie ist die primitivste Gruppe und zeigt im Bau der Hüfte noch große Ähnlichkeit mit der von *Procrustes*, denn wie bei diesem ist die Hüfte noch sehr schmal, fehlen noch Metasternalflügel, liegen die Einlenkungen der Trochanteren noch weit voneinander entfernt und sind die Innenlamellen noch ganz von den Außenlamellen getrennt. Im Gegensatz zu *Procrustes* sind aber die Hüften bis zum Seitenrande ausgedehnt und die Innenlamellen in der Mittellinie geradlinig miteinander verwachsen. Weiterhin sind die Fortsätze mit ihrem Innenteil mit dem Körper verwachsen und nur der äußere Teil der Fortsätze ragt frei hervor. Im übrigen zeigen die einzelnen Tribus mehr oder weniger starke Anpassungen. So ähnelt die Form der Innenlamelle bei den Amphizoiden noch ganz der des *Procrustes*, bei den anderen dagegen wird sie durch Heranrücken der Coxallinien an die Mittellinie schmaler. So sind die Fortsätze

bei den Amphizoiden noch wenig vorgebuchtet, ragen dagegen bei den anderen Formen lappenförmig hervor und lassen den Hals des Trochanters unbedeckt. Die Quernaht des Metasternums vor dem Vorderrand der Hüfte ist ebenso bei den Amphizoiden noch wie bei *Procrustes* geartet, erreicht bei den Hygrobiiden sogar den Vorderrand der Hüfte und schneidet dadurch einen Teil des Metasternums ab. Bei den *Suphisini* fehlt sie dagegen schon.

Gruppe II: Tribus *Hydrocanthini* und *Noterini* (fig 33 u. 29). Die beiden Tribus nehmen durch ihre eigenartige Ausbildung der Innenlamellen eine Sonderstellung ein. Die Innenlamellen sind nämlich nicht nur über die Außenlamellen emporgehoben, sondern ragen plattenförmig über sie hinaus. Bei den *Hydrocanthini* dehnt sich die Erhöhung sogar auf Pro-, Meso- und Metasternum aus. Weiterhin ist die Mesosternalplatte hier so breit, daß für die Mittelhüften besondere Ausschnitte nötig sind; schließlich gehen die Innenlamellen unmittelbar in die einfachen dreieckigen Fortsätze über. Sie überdecken die nahe beieinanderliegenden Einlenkungen der Trochanteren vollständig. Der Vorderrand ist wie bei den übrigen Dytisciden vorgewölbt, jedoch entstehen hier besonders schmale Metasternalflügel.

Gruppe III: Unterfam. *Hydroporinae* (fig 42, 45, 49, 53 57). Diese Gruppe ist gegen die anderen durch die Ausbildung des bogig vorgewölbten Vorderrandes, die großen und breiten Außenlamellen, die immer unbedeckten, weit voneinander getrennt liegenden Trochantereinlenkungen und die stets sehr kleinen Fortsätze gut abgegrenzt. Jedoch zeigt sich innerhalb der Gruppe starke Variabilität in bezug auf die Form des Vorderrandes, der Metasternalflügel, der Coxallinien und der Fortsätze.

Gruppe IV: Unterfam. *Colymbetinae* (fig 61, 65, 70), *Dytiscinae* (fig 74, 78, 82, 86, 90) und *Laccophilinae* (fig 37). Gemeinsam ist allen Tribus der bogig vorgewölbte Vorderrand, der in einem Winkel mit der Mittellinie zusammentrifft, der S-förmig geschwungene Hinterrand und die Metasternalflügel. Im Gegensatz zu den vorigen Gruppen überdecken die Fortsätze die dicht an der Mittellinie liegenden Einlenkungen vollständig, die Coxallinien laufen auf die Fortsätze heraus. Innerhalb der beiden erstgenannten Unterfamilien läßt sich eine fortschreitende Differenzierung der Hüfte feststellen. Die Reihe, in der sie stattfindet, ist folgende:

Copelatini — Agabini — Colymbetini — Dytiscini — Hydaticini — Thermonectini — Eretini / Cybistrini

In dieser Reihe nehmen die *Dytiscini* eine etwas gesonderte Stellung ein; sie stellen gewissermaßen einen Seitenzweig dar, der sich von den *Colymbetini* entwickelt hat. Die soeben aufgestellte Reihe innerhalb der Gruppe ergibt sich aus folgenden Merkmalen: Der Vorderrand der Hüfte ist bei den *Copelatini* und *Agabini* noch sehr schwach vorgezogen, und je nach der Größe des Winkels a sind die Metasternalflügel schmal oder breit. Auch bei den *Colymbetini* richtet sich die Größe der Metasternalflügel nach der Größe von a. Bei den *Dytiscini* ist der Vorderrand ebenfalls noch nicht besonders stark vorgewölbt, der Metasternalflügel kurz. Bei den *Hydaticini*, *Thermonectini*, *Eretini* und *Cybistrini* dehnt sich die Hüfte proximal immer mehr aus, der Metasternalwinkel wird kleiner. Am stärksten ist der Vorderrand bei den *Eretini* vorgezogen, er kommt nahe an die Mittelcoxalhöhle heran. Der Metasternalflügel ist stets lang und sehr schmal, bei den *Thermonectini* und *Eretini* am Ende dagegen keulenförmig verdickt. Bei den *Cybistrini* endlich ist der Vorder-

rand scharf geknickt. — Die Innenlamelle ist nur bei den ersten Gliedern der Gruppe noch ganz von der Außenlamelle getrennt. Sie erhebt sich bei ihnen distal langsam. Nur bei *Agabinus* und *Platambus* in der Tribus der *Agabini* ist die Innenlamelle ganz über die Außenlamelle emporgehoben, bei *Agabinus* mit ihr sogar noch ein Teil der Außenlamelle, da die Coxallinie innerhalb der Basalfläche verläuft. Bei den anderen Formen, außer bei den *Dytiscini*, ist die Coxallinie nicht mehr konkav, sondern S-förmig geschwungen, vor den Fortsätzen der Mittellinie genähert. Sie erweitert sich auf ihnen wieder und läuft auf sie hinauf. Im Laufe der Differenzierung wird die Coxallinie immer stärker reduziert. Bei einem Teil der *Colymbetini* läuft sie noch vom Vorderrand der Hüfte bis zum Rande des Fortsatzes (*Colymbetes*, *Lancetes*). Bei einem anderen Teil der *Colymbetini* und bei den *Hydaticini* obliteriert sie teilweise. Bei dem einen Teil der *Thermonectini* z. B. bei *Acilius*, wie bei den *Eretini*, ist sie überhaupt nur noch sehr kurz. Bei dem anderen Teil der *Thermonectini* z. B. bei *Sandrocottus* ist sie dagegen stark geschwungen, ihre Form ist die gleiche wie bei den *Cybistrini*. Jedoch reicht sie bei den *Cybistrini* nicht weit nach vorne; statt dessen läuft neben ihr eine feine Punktreihe, die sie proximal überragt. — Eine Besonderheit in der Ausbildung der Innenlamelle und des Fortsatzes weisen die terminal stehenden *Dytiscini* auf, bei denen die Innenlamelle ganz von der Außenlamelle getrennt ist und ausschließlich den länglichen Fortsatz bildet, und bei denen die Coxallinie den Rand des Fortsatzes darstellt, während der Höhlungsrand der Trochantereinlenkung unter dem Fortsatz verborgen bleibt.

Wie nahe die *Laccophilinae* mit diesen beiden Unterfamilien verwandt sind, läßt sich schwer sagen. Jedenfalls stimmen sie im Bau der Hüfte mit ihnen überein und erweisen sich auch sonst als stark angepaßte Wasserbewohner.

b 2. Der Trochanter dient tets nur als Durchtrittsorgan der Beinmuskulatur aus der Hüfte in das Femur und übt keine eigene Funktion aus; daher ist er bei allen Dytisciden ziemlich gleichförmig gebaut. Trotz seiner geringen Differenzierung erkennt man innerhalb der Familie aber doch die Tendenz, ihn so fest wie möglich an das Femur anzuschließen, so daß beide zuletzt nahezu ein einziges Stück bilden, und die blasig aufgetriebene Unterseite abzuflachen, sie in eine Ebene mit der Unterseite des Femurs zu bringen (vgl. *Derovatellus-Dytiscus*).

Gruppe I: Fam. *Amphizoidae* und *Hygrobiidae* (fig 22), Unterfam. *Noterinae* (fig 26, 30, 34) und *Hydroporinae* (fig 43, 46, 50, 54, 58). Bei der primitiveren ersten Gruppe geschieht die Einlenkung des Trochanters noch wie bei *Procrustes* durch einen nahezu runden Gelenkkopf, hinter dem sich sowohl auf der Innen- wie Außenkante eine ganz kurze, plötzliche Einschnürung, der Hals, befindet. Der Trochanter ist noch nicht in seiner ganzen Länge an das Femur angeschmiegt und auf der Unterseite ebenfalls noch blasig aufgetrieben. Er ist distal und an der Innenkante noch abgerundet. Im Gegensatz zu *Procrustes* ist er aber im Verhältnis zum Femur sehr groß, besonders bei den *Noterini* und *Hydrocanthini*, bei denen nahezu das Verhältnis 1 (T) : 2 (F) besteht. — Innerhalb der Gruppe lassen sich nach der Beschaffenheit der Außenkante des Trochanters außerdem noch zwei Unterabteilungen aufstellen. Entweder ist nämlich eine, wenn auch nur kleine, Femurkuppe vorhanden (Gruppe a: *Amphizoidae*, *Hygrobiidae*, *Noterinae*), oder die Femurkuppe fehlt ganz; der obere Teil des Femurs erscheint dann abgeschnitten, der Trochanter springt lappenförmig vor und bildet die fast gerade Fortsetzung der Außenkante des Femurs (Gruppe b: *Hydroporinae*).

Gruppe II: Unterfam. *Colymbetinae*, (fig 62, 66, 71), *Dytiscinae* (fig 75, 79, 83, 87, 91) und *Laccophilinae* (fig 38). Bei der höher differenzierten Gruppe geschieht die Einlenkung des Trochanters nicht mehr carabusartig, sondern durch einen langen, schmalen Hals, der nicht durch plötzliche Einschnürung sondern durch allmähliches Schmalerwerden an der Innenkante und durch stärkere Einbuchtung auf der Außenkante entsteht. Innerhalb des Körpers verbreitert sich der Trochanter dann wieder, hauptsächlich zur Innenkante hin, und bildet die Ansatzstellen für die Muskeln bzw. für ihre Chitinsehnen (vgl. S. 17). Der Trochanter ist im Gegensatz zu dem der ersten Gruppe lang und schmal, am distalen Ende zugespitzt oder nur wenig abgerundet. Die Unterseite ist nicht mehr blasig aufgetrieben, sondern abgeplattet, so daß sie in einer Ebene mit der Femurunterseite liegt. Der Trochanter hat sich also ganz an den proximalen Teil des Femurs angeschmiegt.

b 3. Das Femur verändert sich innerhalb der Familie stärker als der Trochanter. Als erster Hebel des Ruderorganes, der aber selbst noch nicht als Ruderfläche wirkt, sondern die eigentlichen Ruderflächen, Tibia und Tarsus, über den Seitenrand des Körpers herausragen läßt und so den Hebelarm vergrößert, wird es entsprechend dieser Funktion abgeplattet. Es wird sogar bei den höchstdifferenzierten Formen durch die Aushöhlung seiner Oberseite eng an die Körperunterseite angepaßt (vgl. Abschnitt IV e). Weiterhin wird die Außenkante, die beim Vorziehen des Beines dem Wasser entgegengewendet ist, verschmälert und scharf. Schließlich wird eine Tibialfurche ausgebildet, die ein starkes Einschlagen der Tibia ermöglicht, gleichzeitig wird aber durch stärkere Ausbildung des unteren Apikalwinkels ein Überschlagen verhindert. Man kann 3 Gruppen unterscheiden:

Gruppe I: Fam. *Amphizoidae* und *Hygrobiidae* (fig 22), Unterfam. *Hydroporinae* (fig 43, 46, 50, 54, 58). Das Femur ist wie bei *Procrustes* noch lang, schlank und gerundet und überragt noch den Seitenrand des Körpers. Die Außenkante ist aber schon angedeutet und, außer bei den *Hydrovatini*, bei denen sie proximal eingebuchtet ist, schwach konvex. Außer bei den besonders hoch entwickelten *Hyphydrini*, bei denen schon eine Tibialfurche angedeutet ist, wird die Gelenkigkeit der Tibia noch wie bei *Procrustes* durch einen einfachen Gelenkausschnitt bewirkt.

Gruppe II: Unterfam. *Noterinae* (fig 26, 30, 34). Sie unterscheidet sich von der 1. Gruppe durch den Besitz einer wohlausgebildeten Tibialfurche, die bei den *Suphisini* und *Noterini* proximal sogar sehr weit ausgedehnt ist. Außerdem ist das Femur bedeutend kürzer. Es überragt den Seitenrand des Körpers nicht mehr und ist im Verhältnis zu dem sehr großen Trochanter kurz und kräftig. Am mächtigsten und breitesten ist es bei den *Hydrocanthini*, bei denen auch die Borstenfelder besonders stark ausgebildet sind.

Gruppe III: Unterfam. *Colymbetinae* (fig 62, 66, 71), *Dytiscinae* (fig 75, 79, 83, 87, 91) und *Laccophilinae* (fig 38). Das Femur zeigt innerhalb der Gruppe einen einheitlichen, von dem der vorigen Gruppe abweichenden Bau. Es ist nämlich sehr kräftig, stark abgeflacht und breit, nahe dem distalen Rande am breitesten und reicht nur bis zum Seitenrande des Körpers. Seine Oberseite ist stets glatt und ausgehöhlt, so daß es direkt über der gewölbten Brust dahinstreichen kann. Die Unterseite ist mehr oder weniger gewölbt. Eine Femurkuppe ist ausgebildet und auf der Oberseite stets mit langen, spitzen Borsten besetzt. Die Außenkante ist scharf und fällt im distalen Teil ab. Die Tibialfurche ist stets gut ausgeprägt, die Innenkante gerade. Ein in der Form abweichendes, im proximalen Teil sehr schmales Femur besitzt nur *Agabinus*. —

Innerhalb der Gruppe läßt sich eine Reduktion der Borstenreihe auf der Außenkante der Oberseite des Femurs verfolgen. Die Reihe beginnt mit den *Copelatini* und endet mit den *Eretini*, bei denen nur noch die spitzen Borsten der Kuppe vorhanden sind. Doch ist stets ein gesondertes distales Borstenfeld ausgebildet, das entweder aus einer einfachen (*Colymbetes*, fig 71) oder einer doppelten Reihe (*Plathynectes*, fig 66) oder einem dreieckigen Feld (*Dytiscus*, fig 87) besteht. *Cybister* scheint eine terminale Stellung einzunehmen, die schon durch den kurzen Schwimmhaarsaum gekennzeichnet ist. — Ebenso kann man innerhalb der Gruppe die Abänderung der Borstenanordnung im unteren Apikalwinkel verfolgen. Bei den *Agabini* steht nämlich eine Borstenreihe auf der Innenkante, bei den *Colymbetini* rücken die Borsten auf die Fläche *(Ilybius)* und verlieren dann ihre reihige Anordnung *(Colymbetes*, fig 71). Den gleichen Bau des Borstenfeldes besitzen die *Dytiscini* und *Thermonectini*, während die Borsten bei den *Eretini*, *Cybistrini* und auch den *Copelatini* reduziert zu sein scheinen. — Der distale Rand der Oberseite ist variabel; jedoch lassen sich bei den *Thermonectini* 2 Typen seiner Ausbildung erkennen, die zu terminalen Gruppen überleiten. *Acilius* ist nämlich mit seinem geraden Rand der Ausgangspunkt zu den *Eretini*, *Sandrocottus* mit seinem stark geschweiften dagegen der zu den *Cybistrini*. — Eine besondere Eigentümlichkeit der *Dytiscini* ist der Besitz einer Borstenreihe im Apikalwinkel der Oberseite. — An diese Gruppe schließen sich die *Laccophilinae* an, bei denen ebenfalls das Femur sehr breit und kräftig ist, die Außenkante sehr stark gekrümmt und die Tibialfurche gut ausgebildet ist. Nur fehlen die Borsten auf der Oberseite der Femurkuppe.

b 4. Die Tibia gestaltet sich in der Anpassung an das Wasserleben sehr stark um. Sie bildet ein Teil der eigentlichen Ruderfläche. Um ihre Funktion voll ausüben zu können, wird sie abgeflacht und verbreitert; dabei wird sie zugunsten des Tarsus etwas verkürzt. Die beim Rückstoß dem Wasser entgegenstellte Fläche wird durch Schwimmhaarsäume, die ständig an Umfang zunehmen, vergrößert, während beim Vorziehen des Beines der Wasserwiderstand durch die besondere Stellung der Tibia (vgl. Abschnitt IV f; V d 4) und durch das Umlegen der Schwimmhaarsäume möglichst verringert wird. Mit Zunahme der Spezialisierung nehmen auch die Borsten an Zahl zu und werden in geschlossenen Feldern und Reihen angeordnet. Schließlich erfahren die Tibialsporne eine immer stärkere Größenzunahme, da sie bei der Fortbewegung auf dem Lande eine wichtige Rolle spielen. Es gibt 2 verschiedene Tibiatypen:

Gruppe I: Fam. *Amphizoidae* und *Hygrobiidae* (fig 23), Unterfam. *Noterinae* (fig 27, 31, 35) und *Hydroporinae* (fig 44, 47, 51, 55, 59). Die Tibia ist bei diesen schwachen Schwimmern noch nahezu solang wie das Femur. Sie ist im allgemeinen wie bei *Procrustes* noch schwach und schlank und ihr Querschnitt ebenfalls noch nahezu rund. Nur bei den *Hydrocanthini* ist sie schon breit und gleicht einer flachen Platte. Dagegen ist sie bei den übrigen proximal noch schmal und wird distal nur allmählich breiter. Im allgemeinen besitzen die Tribus schon gut ausgebildete Schwimmhaarsäume an Innen- und Außenkante. Bei den *Amphizoidae* und den *Bidessini* fehlt der Schwimmhaarsaum der Innenkante jedoch noch, und der der Außenkante ist nur sehr spärlich und kurz. — Die Borstenanordnung ist sehr variabel. Stets stehen, wie bei *Procrustes*, Borstenreihen auf der Außen- und Innenkante, wenn auch manchmal sehr spärlich (*Bidessini*). — Die beiden Sporne erreichen, wie bei *Procrustes*, nie die Länge des ersten Tarsalgliedes. Sie sind auch meist schwach und schmal, nur bei den *Hyphydrini* und *Hydrocanthini* schon kräftiger und

bei ihnen entweder beide oder nur der obere gezähnt. — Die Tibia der Amphizoiden ist die primitivste, sie stimmt in ihrer Form noch nahezu mit der Carabidentibia überein, besitzt jedoch schon einen schwachen Schwimmhaarsaum. Die Hygrobiidentibia ist schon stärker an das Wasserleben angepaßt, besitzt schon wohl ausgebildete Schwimmhaarsäume. Unter den *Noterinae* und *Hydroporinae* sind die *Hydrocanthini* und *Hyphydrini* am höchsten differenziert; sie sind aber nicht sub-, sondern koordiniert. Bei den *Hydrocanthini* ist die Tibia nämlich plattenförmig, distal stark verbreitert und nur wenig mit Borsten bestanden. Bei den *Hyphydrini* ist sie dagegen schlank, stark gerundet und auf beiden Seiten dicht mit Borsten besetzt.

Gruppe II: Unterfam. *Colymbetinae* (fig 63, 67, 72), *Dytiscinae* (fig 76, 80, 84, 88, 92) und *Laccophilinae* (fig 39). Bei einem Vergleich der Tribus untereinander ergibt sich wie bei der Hüfte folgende Reihenfolge der Differenzierung:

Copelatini — Agabini — Colymbetini / Dytiscini — Hydaticini — Thermonectini / Eretini \ Cybistrini

Die Veränderung der einzelnen Merkmale soll im folgenden mehr ausgeführt werden. Die Oberseite der Tibia ist bei allen Tribus bedeutend stärker gewölbt als die Unterseite. Auf ihrer höchsten Wölbung befindet sich stets eine Borstenreihe. — Der Querschnitt der Tibia ist bei den *Copelatini* noch dreieckig, die Krümmung der Oberseite ist stark, die Stelle der höchsten Wölbung liegt in gleicher Ebene mit der Innenkante. Bei den *Agabini*, *Colymbetini* und *Dytiscini* ist der Querschnitt ebenfalls noch dreieckig, doch liegt die Stelle der höchsten Wölbung nicht mehr in gleicher Ebene mit der Innenkante, sondern zur Außenkante hin verschoben. Der Querschnitt der *Hydaticini* und *Thermonectini* ist dagegen nicht mehr so ausgesprochen dreieckig, da die Oberseite regelmäßiger gewölbt ist. Bei den *Eretini* ist schließlich die Wölbung der Oberseite nahezu vollständig regelmäßig, die Borstenreihe nur noch im proximalen Teil vorhanden. Der Querschnitt bei den *Cybistrini* endlich zeigt zwei gleich gewölbte Flächen; die Borstenreihe ist verschwunden. — Bei den *Copelatini*, *Agabini*, *Colymbetini* und *Dytiscini* liegt die größte Breite der Tibia erst dicht vor dem distalen Rande, ist bei den *Copelatini* am schmalsten und bei den *Dytiscini* am breitesten. Bei den übrigen Tribus, den *Hydaticini*, *Thermonectini*, *Eretini* und *Cybistrini* erreicht sie ihre größte Breite schon kurz hinter der Einlenkung; ihre Breite ist bei den *Cybistrini*, den Endformen, am größten. — Zugleich mit der Abflachung und Verbreiterung findet eine Verkürzung der Tibia statt. Bei den *Copelatini* ist sie verhältnismäßig noch lang, bei den *Colymbetini*, *Dytiscini* und *Hydaticini* schon kürzer, bei den *Thermonectini* und bei den *Eretini* und *Cybistrini* im Verhältnis zum übrigen Bein am kürzesten. — Bei den *Copelatini* findet eine Umgestaltung des distalen Randes der Oberseite statt. Bei ihnen ist er nämlich in seinem mittleren Teil rechtwinklig abgesetzt und geradlinig vorgezogen; an seinen beiden Ecken stehen Borsten. Genau die gleiche Form des distalen Randes findet sich auch noch bei den *Agabini* und bei einem Teil der *Colymbetini* (z. B. *Ilybius*). Bei den übrigen *Colymbetini* ist der distale Rand nicht mehr so stark abgesetzt und vollständig mit Borsten besetzt. Bei den *Dytiscini* ist nur noch die innere Ecke eingebuchtet und proximal verkürzt. Bei den *Hydaticini*, *Thermonectini* und *Eretini* gleicht sich schließlich auch die innere Ecke aus. Bei den *Cybistrini* wird sogar, infolge der starken Abflachung der Tibia, ein besonderer Ausschnitt für die Sporne geschaffen. Auch der distale Rand der Unterseite, der sonst ein-

heitlich gerundet ist, ist hier, bei den *Cybistrini*, verändert, sehr stark lappenförmig vorgezogen und gerundet. — Die Borsten auf der Oberseite werden in aufsteigender Reihenfolge immer stärker differenziert. Bei den *Copelatini* wie bei den *Agabini* und *Colymbetini* findet sich noch eine distal gerichtete Borstenreihe. Bei den *Hydaticini* ist nur noch eine kurze Reihe gespaltener Borsten vorhanden. Bei den *Thermonectini* sind die Borsten auf der Fläche in einem schräg über dem distalen Innenwinkel stehenden Feld angeordnet; eine einzelne Borste steht noch etwas erhöht und ist nicht gespalten. Die *Eretini* besitzen ein gleiches Feld schräg angeordneter, sehr langer Borsten; doch liegt es dicht über dem distalen Innenwinkel. Bei den *Cybistrini* steht das Feld im distalen Außenwinkel und besteht schließlich aus sehr langen, am Ende gespaltenen Borsten, die in mehreren Reihen dachziegelförmig übereinander gelagert sind; außerdem ist der proximale Teil der Tibia bei ihnen mit zerstreut stehenden Borsten besetzt. Die terminal stehenden *Dytiscini* besitzen als Besonderheit 2 Reihen unregelmäßig stehender und gespaltener Borsten. — Im Gegensatz zur vorigen Gruppe, bei der beide Sporne nahezu gleichlang sind, ist der untere fast stets ¾ so lang wie der obere und dieser immer nahezu so lang wie das erste Tarsalglied. Ausnahmen sind die terminal stehenden *Eretini*, bei denen die Sporne fast gleichlang sind, und die *Cybistrini*, bei denen der untere stets länger als der obere und außerordentlich kräftig ist. Am Ende kurz gespaltene Sporne besitzen die *Thermonectini*.

Die *Laccophilinae* lassen sich wieder am besten an die besprochene Gruppe anschließen, da sie in folgenden Merkmalen mit ihr übereinstimmen: Ihre Tibia ist gegenüber dem Femur sehr kurz, ihre Oberseite stark gewölbt, auf der Stelle der höchsten Wölbung befindet sich ebenfalls eine Borstenreihe; die Sporne sind wie bei den *Thermonectini* kurz gespalten. Doch besitzen die *Laccophilinae* nur vor der Außenkante der Oberseite einen Schwimmhaarsaum, und vor der Innenkante stehen im distalen Winkel spärliche Schwimmhaare.

b 5. Der Tarsus bildet den größten Teil der Ruderfläche des Schwimmbeines. Er wird auf Kosten von Femur und Tibia im Laufe der Stammesentwicklung ständig vergrößert. Auch hier ist das Bestreben vorhanden, die Glieder möglichst stark abzuflachen und mit wohl ausgebildeten Kanten zu versehen. Vor ihnen sind auf der Rückseite die Schwimmhaare eingelenkt, die innerhalb der Familie stetig an Länge zunehmen und zur Vergrößerung der Ruderfläche beim Rückstoß beitragen. Durch tütenförmiges Ineinanderstecken der einzelnen Glieder wird eine feste aber doch nicht ganz starre Ruderfläche geschaffen. Die Klauen werden allmählich unbeweglich, ihre Einlenkung und Zahl reduziert, da sie ihre Funktion als Klammerorgane verlieren. Wie bei der Tibia kann man 2 Gruppen unterscheiden:

Gruppe I: Fam. *Amphizoidae* (fig 20) und *Hygrobiidae* (fig 24), Unterfam. *Noterinae* (fig 28, 32, 36) und *Hydroporinae* (fig 48, 52, 56, 60). Bei allen, mit Ausnahme der *Hyphydrini*, ist der Tarsus nicht kräftig, bei den meisten, so z. B. den *Noterinae*, ist er sogar außerordentlich schwach und wenig differenziert. Bei allen, außer den Amphizoiden, ist er aber schon um 90 Gr. drehbar in der Tibia eingelenkt. — Die Amphizoiden erweisen sich schon dadurch als primitiv; bei ihnen ist außerdem die Sohle, wie bei *Procrustes*, noch auf allen fünf Gliedern vorhanden. Die einzelnen Glieder sind aber schon in Anpassung an das Wasserleben geglättet. Besonders distal ist das einzelne Glied nicht mehr verbreitert. Schließlich stehen an den ersten zwei Gliedern hinter der Außenkante schon einzelne, kurze Schwimmhaare. — Die *Hygrobiidae* sind wie die *Amphizoidae* Verbindungsglieder zwischen den Carabiden und Dytisciden.

Ihr Tarsus zeigt jedoch schon stärkere Anpassungen an die Lebensweise. Die Vorderseite ihres Tarsus ist nämlich schon stark abgeflacht, die Rückseite dagegen gewölbt, da in sie die Sohlenflächen des Procrustestarsus einbezogen ist; dieses läßt sich noch an der Borstenreihe auf der Fläche aller fünf Glieder erkennen. Die einzelnen Glieder sind jedoch noch nicht so stark ineinandergepaßt wie bei den übrigen Dytisciden. Außerdem besitzen sie schon 2 wohlausgebildete Schwimmhaarsäume. — Die *Vatellini* innerhalb der *Hydroporinae* besitzen ebenfalls noch eine richtige Sohlenfläche, der Tarsus der höher entwickelten *Hydroporinae* ist dagegen gerundet, seine Vorderseite schwach ausgeprägt; seine distalen Ränder sind gerade und an den Ecken mit Borsten besetzt. — Auf der Rückseite des Tarsus sind bei allen *Hydroporinae* vor der oberen und unteren Kante Schwimmhaarsäume ausgebildet; doch ist bei den einzelnen Tribus die Zahl der mit Schwimmhaaren besetzten Glieder verschieden. — Die *Hyphydrini* sind die am weitesten differenzierten *Hydroporinae;* denn die einzelnen Glieder des Tarsus sind bei ihnen gedrungen und fest ineinandergefügt, die Beborstung der unteren Kante ist kräftig und die Klaueneinlenkung abgewandelt. Während bei den übrigen Gattungen der Gruppe die beiden Klauen nämlich noch, wie bei *Procrustes*, gleichlang und nebeneinander, allerdings auf der Rückseite, eingelenkt sind, sind die Klauen der *Hyphydrini* verschieden lang und der untere Klauenausschnitt sowie der Mittellappen reduziert.

Gruppe II: Unterfam. *Colymbetinae* (fig 64, 68, 69, 73), *Dytiscinae* (fig 77, 81, 85, 89, 93, 94) und *Laccophilinae* (fig 40, 41). Auch hier ergibt sich wie bei Hüfte und Tibia folgende Entwicklungsreihe:

Copelatini — Agabini — Colymbetini / Dytiscini — Hydaticini — Thermonectini / Eretini \ Cybistrini

Die Abplattung der Tarsalglieder nimmt zu den Endgliedern der Reihe hin stetig zu. Und zwar ist die Vorderseite von vornherein nur mäßig gewölbt, während die Wölbung der Rückseite mehr abnimmt. Bei den *Eretini* und *Cybistrini*, den Endgliedern, sind beide Seiten nahezu gleichmäßig flach. — Die Schwimmhaarsäume der beiden Kanten nehmen im Laufe der Entwicklung ständig an Länge zu. Bei den *Colymbetini* und den sich von ihnen ableitenden *Dytiscini* stehen sogar mehrere Schwimmhaarsäume vor der unteren Kante dicht nebeneinander. — Die letzten Reste der Sohle des Procrustestarsus finden sich bei den *Copelatini* noch in Form einer vollständigen Borstenreihe auf der Rückseite des Tarsus, bei den *Colymbetini* z. B. *Meladema* nur noch als Borstenreihe auf dem ersten Tarsalglied. Bei allen übrigen sind sie vollständig reduziert. — In der Tribus der *Colymbetini* sind die unteren distalen Ränder der ersten 4 Glieder lappenförmig vorgezogen und legen sich auf die Wurzel des nächsten Gliedes herüber, jedoch bei den einzelnen Gattungen in verschieden starkem Maße. Der distale Rand der Vorderseite zeigt dabei genau dieselbe Form wie bei den *Laccophilinae*.. Ganz wenig vorgezogen sind die distalen unteren Ecken auch bei den *Dytiscini*, die sich von den *Colymbetini* ableiten. — Eine besondere Eigentümlichkeit der *Hydaticini*, *Thermonectini* und *Eretini*, die näher miteinander verwandt zu sein scheinen, ist der Besitz dichtstehender Borsten auf den distalen Rändern auf Vorder- und Rückseite. — Die distalen Ränder der Vorderseite sind stets borstenlos, die der Rückseite dagegen an der Außen- und Innenecke mit Borsten besetzt, die innerhalb der Reihe aber immer spärlicher werden. Bei der einen Endform, den *Cybistrini*, stehen sie nur noch an

den oberen Ecken, bei der anderen Endform, den *Eretini*, fehlen sie ganz. — Am primitivsten erscheint die Klaueneinlenkung bei *Agabinus (Agabini)*. Sie ist hier noch ganz die gleiche wie bei *Procrustes*. Die Klauen sind nämlich gleichlang, gebogen und nebeneinander eingelenkt. Bei den *Copelatini*, *Agabini* und *Dytiscini* befindet sich der untere Klauenausschnitt dagegen schon auf der unteren Kante, der Mittellappen und der obere Klauenausschnitt auf der Rückseite. Die Klauen sind noch gleichlang und gebogen, stehen aber schon hintereinander. Bei den *Colymbetini*, *Hydaticini*, *Thermonectini* und *Eretini* sind die Klauen ungleich lang. Die obere ist kräftiger und meist unbeweglich; die Einlenkung ist stark abgewandelt. Der Klauenausschnitt auf der Fläche ist nämlich sehr flach und gerundet; er wird ganz von der Basis der größeren Klaue eingenommen. Der Mittellappen ist sehr klein und flach, bei den Eretini am kleinsten. Der untere Klauenausschnitt liegt unmittelbar auf der Kante und reicht weiter nach vorne als der obere. Innerhalb der Tribus der *Cybistrini* geht die Veränderung der Klaueneinlenkung noch weiter. Die beiden Klauen sind bei ihnen unbeweglich, Mittellappen und unterer Klauenausschnitt sind nicht mehr vorhanden und die Klauen werden fest vom distalen Rand umschlossen. Die untere Klaue wird immer stärker reduziert und fehlt bei *Cybister* ganz. Die obere Klaue wird dafür gerade und besonders kräftig.

Die *Laccophilinae* zeigen auch im Bau des Tarsus ihre Zugehörigkeit zu der vorliegenden Gruppe. Sie besitzen ebenfalls einen stark abgeplatteten Tarsus. Wie bei den *Colymbetini* sind die distalen Ecken des unteren Randes der einzelnen Glieder stark lappenförmig vorgezogen. Dieses Merkmal erreicht hier sogar seine extremsten Ausmaße. Wie bei den *Dytiscini* begleiten auf der Rückseite auf allen 5 Gliedern Schwimmhaare den oberen und unteren Rand. Jedoch besteht der Schwimmhaarsaum der unteren Kante nur bei den beiden ersten Gliedern aus mehreren Reihen von Schwimmhaaren. Besonderheiten der *Laccophilinae* sind die besonders große Borste auf der Rückseite der Lappen und die Klaueneinlenkung. Die Klaue — es ist stets nur eine vorhanden — ist seitlich von dem lappenförmigen Vorsprung des letzten Tarsalgliedes umgeben. Klauenausschnitte und Mittellappen fehlen.

c) Der Vergleich der einzelnen Teile des Schwimmbeines und die Zusammenfassung zu Gruppen im vorigen Abschnitt gestattet jetzt, auf die Anpassung des Beines als Ganzes sowie auf die Entwicklungshöhe der einzelnen Tribus Rückschlüsse zu ziehen. Wie im vorigen Abschnitt soll auch hier wieder mit der primitivsten Form begonnen werden. Die sich ergebende Reihenfolge der Ableitung der Formen auseinander soll aber kein phylogenetischer Stammbaum sein, denn zu phylogenetischen Erörterungen müssen stets mehrere nicht unmittelbar im Zusammenhang stehende Merkmale verwandt werden.

Die *Amphizoidae* nehmen schon in der ganzen Körperform eine Zwischenstellung zwischen Carabiden und Dytisciden ein. Ihr Körperumriß ist nämlich noch wie bei den Laufkäfern eingebuchtet und nicht ellipsoid. Das Bein ist dem Laufkäferbein noch äußerst ähnlich. Die Hüfte ist allerdings schon stärker gefestigt; ihre Innenlamelle ist zwar noch ganz carabidenartig, während sich die Außenlamelle schon, wie bei den Dytisciden, bis zum Seitenrande ausdehnt. Außerdem sind die beiden Innenlamellen schon geradlinig miteinander verwachsen. Femur und Tibia sind noch sehr schlank und wie bei *Procrustes* nicht komprimiert. Das Femur überragt den Seitenrand des Körpers noch. Der Tarsus ist in der Tibia noch nicht um seine Achse drehbar eingelenkt. Die einzelnen Tarsalglieder sind noch gegeneinander beweglich und besitzen noch eine Sohle. Schwimmhaare sind nur sehr spärlich ausgebildet, und zwar stehen

sie nur auf der Oberseite der Tibia und der ersten beiden Tarsalglieder. Die Beine dienen in der Tat auch noch zum Laufen und werden alternierend bewegt. Die Amphizoiden laufen und klettern nämlich an Wasserpflanzen und Steinen. Ihnen fehlt außerdem noch vollkommen das Tauchvermögen.

Die *Hygrobiidae* zeigen schon stärkere Anpassung an das Wasserleben. Ihre Beine sind schon Schwimmbeine. Die einzelnen Teile des Beines sind zwar noch schlank und schmal, aber doch schon abgeplattet. Die Schwimmhaarsäume an Tibia und Tarsus sind lang und dicht. Zwar sind die einzelnen Tarsalglieder noch gegeneinander beweglich, und eine Sohle des Tarsus ist ebenfalls noch angedeutet, doch ist der Tarsus schon um 90 Gr. drehbar im Tibialgelenk eingelenkt, und die Sohle ist schon auf seine Rückseite gerückt. Der Tarsus kann also als Ruderfläche verwendet werden. Die Klaueneinlenkung ist nicht mehr laufkäfer-, sondern schwimmkäferartig. Die Hygrobiiden können auch schon unter Wasser schwimmen, bewegen jedoch ihre Schwimmbeine noch abwechselnd und sehr rasch. Sie sind also noch primitive Schwimmkäfer, wenn auch bedeutend spezialisierter als die Amphizoiden.

Unter den *Dytiscidae* ist die primitivste Unterfamilie die der *Noterinae*. Sie schließt sich im Bau ihrer Schwimmbeine mit ihrer primitiveren Form *Suphis* an Formen an, die den *Hygrobiidae* nahe gestanden haben. Doch wird in dieser Unterfamilie ein Prinzip herausgebildet, das unter den Dytisciden einzig dasteht. Die Innenlamellen der Hüften werden nämlich plattenförmig emporgehoben und die Fortsätze werden vereinfacht; außerdem rücken die Trochantereinlenkungen an die Mittellinie heran. Weiterhin werden Trochanter, Femur und Tibia im Verhältnis zum Tarsus ungeheuer entwickelt. Der Trochanter ist beinahe halb so groß wie das Femur, an dem auch schon eine große Tibialfurche ausgebildet wird. Die Tibia zeigt die Tendenz, sich zu verkürzen und zu verbreitern, sie ist bei der höchst entwickelten Gattung *Hydrocanthus* sogar plattenförmig und abgeflacht. Der Tarsus dagegen bleibt außerordentlich kümmerlich, seine Schwimmhaarsäume bleiben kurz. Die Hauptaufgabe beim Schwimmen kommt hier also der Tibia mit ihren langen Schwimmhaaren zu.

Unter den *Hydroporinae* gibt es auch schon hoch entwickelte Formen z. B. *Hyphydrus*, die jedoch einen ganz anderen Typus als die *Dytiscinae* darstellen. Bei den niederen Formen sind die einzelnen Teile des Beines noch wenig differenziert. Bei den besonders gut angepaßten *Hydroporinae*, z. B. *Hyphydrus*, besitzt das Femur schon die Anlage einer Tibialfurche, ist die Tibia besonders stark gewölbt und überaus reich mit Borsten und Schwimmhaaren besetzt, ist der Tarsus sehr kräftig und verhältnismäßig gedrungen, und sind die einzelnen Glieder eng aneinander gefügt. Von den beiden Klauen ist auch die eine schon nahezu reduziert; Tibia und Tarsus bilden zusammen mit ihren Schwimmhaarsäumen eine kräftige, große Ruderfläche und werden beim Schwimmen, wie auch schon bei den *Noterinae*, gleichzeitig bewegt.

*Colymbetinae* und *Dytiscinae*. Innerhalb der jetzt lebenden Dytisciden-gattungen ist keine Form zu finden, die als Zwischenglied zwischen den *Hydroporinae* und den *Colymbetinae* + *Dytiscinae* gelten könnte. Diese dagegen, die sämtlich hoch differenzierte Formen sind, lassen sich sehr gut voneinander ableiten. Die Ableitung der Formen auseinander ist folgende:

Copelatini — Agabini — Colymbetini — Dytiscini
Hydaticini — Thermonectini — Eretini
Hydaticini — Thermonectini — Cybistrini

Als das Anfangsglied der Reihe sind die *Copelatini* anzusehen. Wenn auch bei ihnen die Coxallinien durch nahezu rechtwinkliges Umbiegen auf die Fortsätze Spezialisierungen zeigen, so sind doch die übrigen Teile des Beines primitiv. Die Tibia ist noch sehr lang, distal nur wenig verbreitert und besitzt noch einen dreieckigen Querschnitt. Die einzelnen Tarsalglieder sind ebenfalls noch schmal und lang; sie sind auf der Rückseite noch mit einer Borstenreihe versehen, die der letzte Rest der inneren Sohlenbegrenzung des Procrustestarsus ist.

Die *Agabini* schließen sich eng an die *Copelatini* an. Bei ihnen tritt aber eine Beborstung des apikalen Winkels der Oberseite des Femurs hinzu.

Bei *Ilybius (Colymbetini)* rückt dieses Borstenfeld der Tibia auf die Fläche, bei *Colymbetes* verliert es seine Geschlossenheit. Weitere Merkmale der höheren Differenzierung der *Colymbetini* sind die allmähliche Verflachung und vollkommene Beborstung des distalen Randes der Tibia, die Ausbildung mehrerer Schwimmhaarreihen vor der unteren Kante des Tarsus, die lappenförmige Vorbuchtung ihrer distalen Ränder und die besondere Art der Klaueneinlenkung.

Die *Dytiscini* scheinen unmittelbar an die vorige Gruppe anzuschließen, besitzen aber einige Differenzierungen, die nur ihnen zukommen und auf eine Sonderentwicklung hindeuten. Merkmale der Höherentwicklung sind die Ausbildung eines apikalen, abgeflachten Borstenfeldes am distalen Rande der Femuraußenkante — das bei den *Colymbetini* nur durch eine Borstenreihe angelegt ist —, die weitere Verflachung des distalen Randes der Tibia und die Anordnung der spärlicheren Borsten ihrer Unterseite in unregelmäßigen Reihen, ferner am Ende gespaltene Borsten auf der Oberseite und schließlich die Ausdehnung der unteren Schwimmhaarsäume des Tarsus auf alle 5 Glieder. — Merkmale der terminalen Stellung sind die Ausbildung der Hüftfortsätze, die Borstenreihe im oberen Apikalwinkel des Femurs, das Auftreten von mehreren Schwimmhaarreihen auf dem Außenrand der Tibia und die Klaueneinlenkung.

Die *Hydaticini* leiten sich von den *Colymbetini* ab und zu den *Thermonectini* über. Gegenüber den *Colymbetini* wird die Hüfte proximal stärker vorgezogen, besteht die Borstenreihe auf der Oberseite der Tibia sowie ein Teil ihres abgeflachten distalen Randes aus gespaltenen Borsten, weiterhin wird der Schwimmhaarsaum auf der unteren Kante zu einer einfachen Reihe reduziert. Schließlich treten Schuppen an den distalen Rändern der Tarsalglieder auf.

Von den *Thermonectini* leiten sich die beiden terminal stehenden Tribus, die *Eretini* und *Cybistrini*, ab, und zwar leiten *Acilius* und *Graphoderes* zu den *Eretini* und *Sandrocottus* und *Aethionectes* zu den *Cybistrini* über. Gemeinsam sind allen *Thermonectini* die keulenförmigen Metasternalflügel, das schräge Borstenfeld auf der Oberseite der Tibia, das durch Zusammendrängen der Borstenreihe des *Hydaticus* entstanden ist, und die Schuppen auf den distalen Rändern der Tarsen.

Die zu den *Eretini* überleitenden Gattungen besitzen sehr kurze Coxallinien, einen geraden distalen Rand der Femuroberseite, schlanke Tarsalglieder mit langen Schwimmharen und die umgewandelte Klaueneinlenkung. — Die *Eretini* besitzen als Endformen stark reduzierte Epipleuren, einen Haarsaum auf dem Femur und eine ganz kurze Tibialfurche. Weiterhin ist die Oberseite der kurzen Tibia bei ihnen nahezu gleichmäßig gewölbt, die Borstenreihe der höchsten Wölbung apikal reduziert und die schräge Borstenreihe auf der Oberseite sehr lang. Bei dem Tarsus tritt das erste Glied durch seine Länge hervor;

die Schuppenreihen an den distalen Rändern sind verkürzt und die Borsten teilweise stark verkleinert, teilweise sogar ganz verschwunden.

*Sandrocottus* und die anderen zu den *Cybistrini* überleitenden Formen besitzen eine längere und gerundete Innenlamelle, einen eingebuchteten distalen Rand des Femurs und klobigere Tarsalglieder. Die *Cybistrini* besitzen geknickte Vorderränder der Hüften, einen kurzen Schwimmhaarsaum auf der Oberseite des sehr breiten Femurs, stark verkürzte und abgeflachte Tibien mit besonders gearteten Borstenfeldern und distalen Rändern, außerdem extrem entwickelte Sporne. Auf ihren Tarsen werden die Schuppen ganz und die Borsten zum größten Teil reduziert. Die Schwimmhaarsäume sind besonders stark ausgebildet und erstrecken sich auf der unteren Kante sogar auf die ersten 4 Glieder. Die Reduktion der unteren Klaue läßt sich innerhalb der Tribus selbst verfolgen.

Die *Laccophilinae* lassen sich auf Grund ihrer Schwimmbeine an keinen der besprochenen Typen unmittelbar anschließen. Ihre Schwimmbeine sind außerordentlich stark differenziert, und dieser komplizierte Bau weist eher auf eine nähere Verwandtschaft mit den höheren als mit den niederen Dytisciden hin. Zeichen besonderer Differenzierung sind die verkürzte Tibia, die stark vorgezogenen distalen Ränder der Tarsen und die besonders stark reduzierte Klaueneinlenkung.

## VII. Zusammenfassung: Von der Systematik abweichende Resultate der Arbeit.

Durch die genaue Untersuchung der Schwimmbeine und ihren Vergleich ergeben sich Resultate, über die Stellung der einzelnen Tribus zueinander, die nicht immer mit der der Systematik übereinstimmen. Auf sie soll im folgenden näher eingegangen werden.

Die Schwimmbeine der *Laccophilinae*, die sonst zu den primitiven Dytisciden gezählt werden und zwischen den Unterfam. *Noterinae* und *Hydroporinae* stehen, sind äußerst differenziert. Wenn auch die taxonomische Ableitung der *Laccophilinae* von einer Tribus der höheren Dytisciden nicht möglich ist, so ist doch eine nähere Verwandtschaft mit ihnen unzweifelhaft; deshalb sind sie auch von mir immer im Anschluß an diese behandelt worden. — Eine Trennung der beiden Unterfam. *Colymbetinae* und *Dytiscinae* ist weiterhin auf Grund des Baues der Schwimmbeine nicht möglich gewesen, da die *Dytiscini*, die im systematischen Katalog an vorletzter Stelle innerhalb der *Dytiscinae* stehen, im Bau der Schwimmbeine unmittelbar an die *Colymbetini* anschließen und eine terminale Stellung einnehmen, während zwischen den *Colymbetini* und *Hydaticini* eine größere Kluft besteht. – Schließlich sind die *Eretini*, die im Katalog an erster Stelle in der Unterfam. der *Dytiscinae* genannt werden, wie die *Cybistrini* die am stärksten differenzierten Formen und leiten sich mit ihnen von den *Thermonectini* ab.

Die besondere Stellung einzelner Tribus und Unterfamilien wurde nur auf Grund der Untersuchung der speziellen Anpassungen der Schwimmbeine an das Wasserleben gewonnen. Diese sind natürlich nicht allein dazu da, eine Umgruppierung der Systematik der Dytisciden, die noch nicht abgeschlossen ist, vorzunehmen. Doch können sie vielleicht später, mit anderen Merkmalen zusammen, zur Aufstellung eines natürlichen Systems der Dytisciden verwendet werden.

## VIII. Literaturverzeichnis.


Amans, P.: Comparaison des organes de la locomation aquatique. Ann. sci. nat. VII. ser. Zool. 6. 1888.

Bayer, M.: Über die Morphologie des Femur-Tibia-Gelenkes der Coleopteren. Z. Morph. Ök. 1924.

Berlesse, A.: Gli Insetti. Milano 1909 u. 1925.

Blunck, H.: Beiträge zur Naturgeschichte des *Dytiscus*. Zool. Jahrb. Syst. 35, 1, 1913.

— Das Leben des Gelbrandes *(Dytiscus L.)*. Zool. Anz. 46, 1916.

— Syllabus der Insektenbiologie: Coleopteren. Berlin. 1925.

— Zur Biologie des Tauchkäfers *Cybister laterimarginalis*. Zool. Anz. 55, 1922.

Burmeister, H.: Handbuch der Entomologie. Berlin. 1832—1855.

Chataney, J.: Sur le Tarse des Dystiscides. Ann. Soc. ent. France 1909.

Dahl, Fr.: Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Funktion der Insektenbeine. Arch. Naturg. 50, 1884.

Darlington, P. J.: Notes on the habit of *Amphizoa*. Psyche 1929.

Erichson, F.: Naturgeschichte der Insekten Deutschlands. Berlin 1868.

Ganglbaur, B.: Käfer von Mitteleuropa. Wien 1892.

Giesbrecht, W.: Das Skelett von *Squilla mantis*. Mt. Stat. Neapel 22, 1921.

Graber, V.: Die Insekten. München 1877.

Kolbe, H.: Natürliches System der carnivoren Coleopteren. D. ent. Z. 1880.

— Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893.

Korschelt, E.: Der Gelbrand *(Dytiscus marginalis)*. Leipzig 1924.

Lacordaire, M.: Histoire naturelle des insectes. Paris 1854.

Leng, Ch.: Aquatic Coleoptera. J. N. York ent. Soc. 1913.

Leconte, J. and Horn, G. H.: Classification of the Coleoptera of North America. 1883.

Horn, G. H.: On Amphizoa insolvens Lec. Tr. Amer. ent. Soc. I, 1867.

Needham, J. G. and Williamson, E. B.: Observations on the natural history of diving beetles. Amer. Nat. 41, 1908.

Notman, H.: Legs in the Carabidae. J. N. York. ent. Soc. 28, 1920.

Ockler, A.: Das Krallenglied am Insektenfuß. Arch. Naturg. 56, 1890.

Regimbart, M.: Etude sur la classification des Dytiscides. Ann. Soc. ent. France. 1878.

Reitter, E.: Fauna Germanica. Stuttgart. 1908.

Reuleaux, F.: Kinematik im Tierreich. Braunschweig. 1900.

Roth, W.: Studien über konvergente Formbildung an den Extremitäten schwimmender Insekten. Int. Rev. Hydrob. 2, 1909.

Schiödte, J. C.: Danmarks Eleutherata. Kopenhagen. 1840.

Schröder, Chr.: Handbuch der Entomologie. Jena. 1913—24.

Sharp, D.: On aquatic Coleoptera or Dytiscidae. Vol. 2. Tr. R. Dublin Soc. 1882.

Sherman, J. D. jun.: Some habits of the Dytiscidae. J. N. York ent. Soc. 22, 1913.

Strauß-Dürkheim, H.: Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés. Paris 1828.

Wesenberg-Lund, C.: Biologische Studien über Dytisciden. Intern. Rev. Hydrob. Suppl. Ser. 5. 1913.

Zimmermann, C.: Schenkling Col. Cat. Pars. 71, 1920.

## Erklärung der Abkürzungen.

| | | | |
|---|---|---|---|
| a | = Ausschnitt | kg | = Kegel |
| ag | = Angel | kl | = Klauen |
| al | = Außenlamelle | kla | = Klauenausschnitte |
| ak | = Außenkante | l | = Chitinleiste |
| as | = Abdominalsegment | m | = Mittellinie |
| aw | = Apikalwinkel | mf | = Metasternalflügel |
| bf | = Borstenfeld | ml | = Mittellappen |
| br | = Borstenreihe | o | = Oberseite |
| c | = Coxallinie | oe | = obere Ecke |
| cf | = Coxalfortsatz | Ö | = Öffnung |
| c II | = Mittelcoxalhöhle | ok | = obere Kante |
| d | = Dorn | oka | = oberer Klauenausschnitt |
| dr | = distaler Rand | osp | = oberer Sporn |
| ds | = distale Spitze | r | = Rückseite |
| dp | = Duplikatur | ri | = Rinne |
| e | = Einkerbung | sl | = Sperrleiste |
| ep | = Epipleure | sh | = Schwimmhaarsaum |
| f | = Femur | shw | = Schwimmhaarwurzeln |
| g | = Grube | sr | = Seitenrand |
| gf | = Gleitfläche | st III | = Metasternum |
| gh | = Gelenkhaut | tf | = Tibialfurche |
| gk | = Gelenkkopf | tfr | = Tibialfurchenrand |
| gpf | = Gelenkpfanne | tr | = Trochanter |
| gr | = Gelenkrahmen | u | = Unterseite |
| h | = Hals | ue | = untere Ecke |
| hr | = Hinterrand | uk | = untere Kante |
| hw | = Stelle der höchsten Wölbung | uka | = unterer Klauenausschnitt |
| | | usp | = unterer Sporn |
| il | = Innenlamelle | w | = Wulst |
| ik | = Innenkante | v | = Vorderseite |
| k | = Kuppe | z | = Zapfen |

## Tafel I.

11. *Meladema coriacea* Coxa.
12. *Dytiscus marginalis* Trochanter und Femur a) Oberseite (linkes Bein), b) Unterseite (rechtes Bein).
13. *Dytiscus marginalis* Tibia a) Oberseite (linkes Bein), b) Unterseite (rechtes Bein).
14. *Dytiscus marginalis* Tarsus a) Rückseite (rechtes Bein), b) Vorderseite (linkes Bein), c) erstes Tarsalglied quer, d) Klaueneinlenkung.

## Tafel II.

15. *Procrustes coriaceus* Coxa.
16. *Procrustes coriaceus* Trochanter und Femur.
17. *Procrustes coriaceus* Tibia.
18. *Procrustes coriaceus* Tarsus a) seitlich, b) Sohle.
19. *Amphizoa insolvens* Coxa.
20. *Amphizoa insolvens* Tarsus Sohle.
21. *Hygrobia hermanni* Coxa.
22. *Hygrobia hermanni* Trochanter und Femur a) Oberseite, b) Unterseite.
23. *Hygrobia hermanni* Tibia a) Oberseite, b) Unterseite.
24. *Hygrobia hermanni* Tarsus a) Rückseite, b) Vorderseite.
25. *Suphis cimicoides* Coxa.
26. *Suphis cimicoides* Trochanter und Femur a) Oberseite, b) Unterseite.
27. *Suphis cimicoides* Tibia a) Oberseite, b) Unterseite.
28. *Suphis cimicoides* Tarsus a) Rückseite, b) Vorderseite.
29. *Noterus clavicornis* Coxa.
30. *Noterus clavicornis* Trochanter und Femur a) Oberseite, b) Unterseite.
31. *Noterus clavicornis* Tibia a) Oberseite, b) Unterseite.
32. *Noterus clavicornis* Tarsus a) Rückseite, b) Vorderseite.
33. *Hydrocanthus iricolor* Coxa.
34. *Hydrocanthus iricolor* Trochanter und Femur a) Oberseite, b) Unterseite.
35. *Hydrocanthus iricolor* Tibia a) Oberseite, b) Unterseite.
36. *Hydrocanthus iricolor* Tarsus a) Rückseite, b) Vorderseite.
37. *Laccophilus minutus* Coxa.
38. *Laccophilus minutus* Trochanter und Femur a) Oberseite, b) Unterseite.
39. *Laccophilus minutus* Tibia a) Oberseite, b) Unterseite, c) quer.
40. *Laccophilus minutus* Tarsus a) Rückseite, b) Vorderseite.
41. *Laccophilus minutus* Klaueneinlenkung.

## Tafel III.

42. *Vatellus coarctatus* Coxa.
43. *Vatellus coarctatus* Trochanter und Femur a) Oberseite, b) Unterseite.
44. *Vatellus coarctatus* Tibia a) Oberseite, b) Unterseite.
45. *Hydrovatus nigricans* Coxa.
46. *Hydrovatus nigricans* Trochanter und Femur a) Oberseite, b) Unterseite
47. *Hydrovatus nigricans* Tibia a) Oberseite, b) Unterseite.
48. *Hydrovatus nigricans* Tarsus a) Rückseite, b) Vorderseite.
49. *Hyphydrus ovatus* Coxa.
50. *Hyphydrus ovatus* Trochanter und Femur a) Oberseite, b) Unterseite.
51. *Hyphydrus ovatus* Tibia a) Oberseite, b) Unterseite.
52. *Hyphydrus ovatus* Tarsus a) Rückseite, b) Vorderseite.
53. *Bidessus unistriatus* Coxa.
54. *Bidessus unistriatus* Trochanter und Femur a) Oberseite, b) Unterseite.
55. *Bidessus unistriatus* Tibia a) Oberseite, b) Unterseite.
56. *Bidessus unistriatus* Tarsus a) Rückeite, b) Vorderseite.
57. *Deronectes elegans* Coxa.
58. *Hydroporus erythrocephalus* Trochanter und Femur a) Oberseite, b) Unterseite.
59. *Hydroporus erythrocephalus* Tibia a) Oberseite, b) Unterseite.
60. *Hydroporus erythrocephalus* Tarsus a) Rückseite, b) Vorderseite.

## Tafel IV.

61. *Copelatus ruficollis* Coxa.
62. *Copelatus ruficollis* Trochanter und Femur a) Oberseite, b) Unterseite.
63. *Copelatus ruficollis* Tibia a) Oberseite, b) Unterseite, c) quer.
64. *Copelatus ruficollis* Tarsus a) Rückseite, b) Vorderseite, c) quer.
65. *Agabus bipustulatus* Coxa.
66. *Plathynectes decempunctatus* Trochanter und Femur a) Oberseite, b) Unterseite.
67. *Plathynectes decempunctatus* Tibia a) Oberseite, b) Unterseite.
68. *Agabus bipustulatus* Tarsus Vorderseite.
69. *Agabus bipustulatus* Klaueneinlenkung.
70. *Meladema coriacea* Coxa.
71. *Colymbetes fuscus* Trochanter und Femur a) Oberseite, b) Unterseite.
72. *Colymbetes fuscus* Tibia a) Oberseite, b) Unterseite, c) quer.
73 a. *Meladema paykulli* Tarsus Vorderseite.
73 b. *Meladama coriacea* Tarsus Rückseite.

## Tafel V.

74. *Eretes sticticus* Coxa.
75. *Eretes sticticus* Trochanter und Femur a) Oberseite, b) Unterseite.
76. *Eretes sticticus* Tibia a) Oberseite, b) Unterseite, c) quer.
77. *Eretes sticticus* Tarsus a) Rückseite, b) Vorderseite, c) quer.
78. *Hydaticus seminiger* Coxa.
79. *Hydaticus seminiger* Trochanter und Femur a) Oberseite, b) Unterseite.
80. *Hydaticus seminiger* Tibia a) Oberseite, b) Unterseite.
81. *Hydaticus seminiger* Tarsus a) Rückseite, b) Vorderseite.

## Tafel VI.

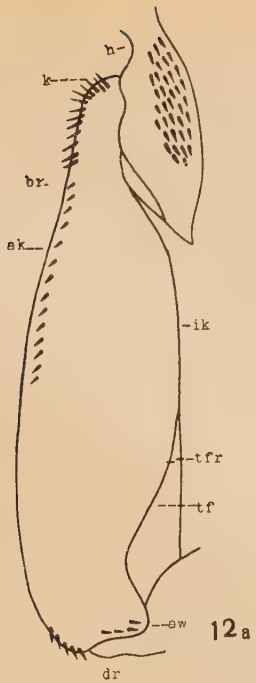
82 a. *Acilius sulcatus* Coxa.
82 b. *Sandrocottus chevrolati* Coxa Innenlamelle.
83. *Acilius sulcatus* Trochanter und Femur a) Oberseite, b) Unterseite.
*Sandrocottus chevrolati* Femur Apikalwinkel c) Oberseite, d) Unterseite.
84. *Acilius sulcatus* Tibia a) Oberseite, b) Unterseite, c) quer.
85. *Acilius sulcatus* Tarsus a) Rückseite, b) Vorderseite, c) quer.
86. *Dytiscus circumcinctus* Coxa.
87. *Dytiscus marginalis* Trochanter und Femur a) Oberseite, b) Unterseite.
88. *Dytiscus marginalis* Tibia a) Oberseite, b) Unterseite, c) quer.

## Tafel VII.

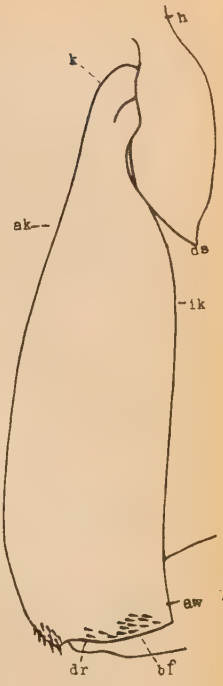
89. *Dytiscus marginalis* Tarsus a) Rückseite, b) Vorderseite, c) quer.
90. *Cybister laterimarginalis* Coxa.
91. *Cybister laterimarginalis* Trochanter und Femur a) Oberseite, b) Unterseite.
92. *Cybister laterimarginalis* Tibia a) Oberseite, b) Unterseite, c) quer.
93. *Cybister laterimarginalis* Tarsus a) Rückseite, b) Rückseite, c) quer.
94. *Cybister laterimarginalis* Klaueneinlenkung.

# Tafel I

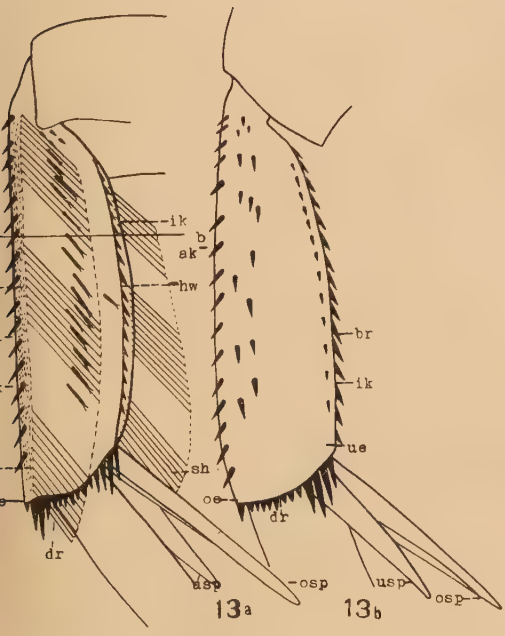
11



12a

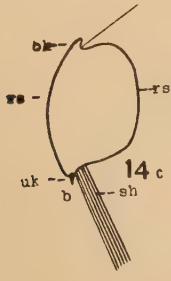


12b

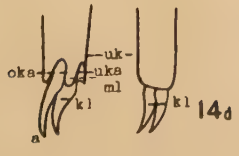


13a 13b

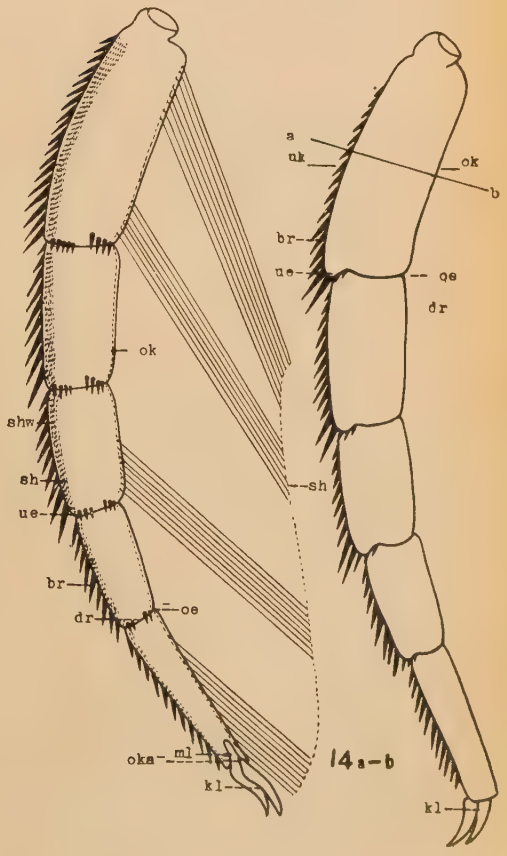
13c



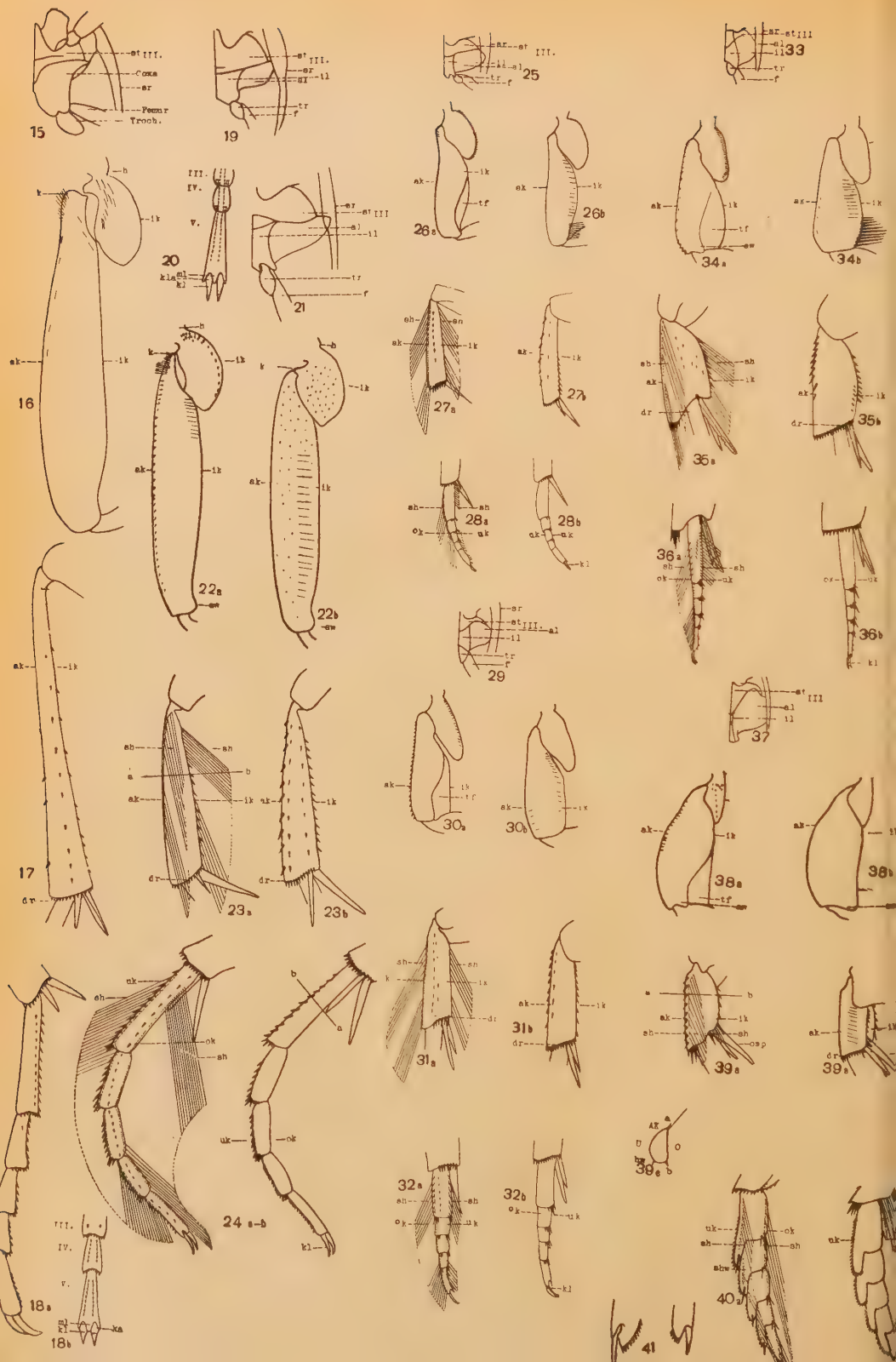
14c



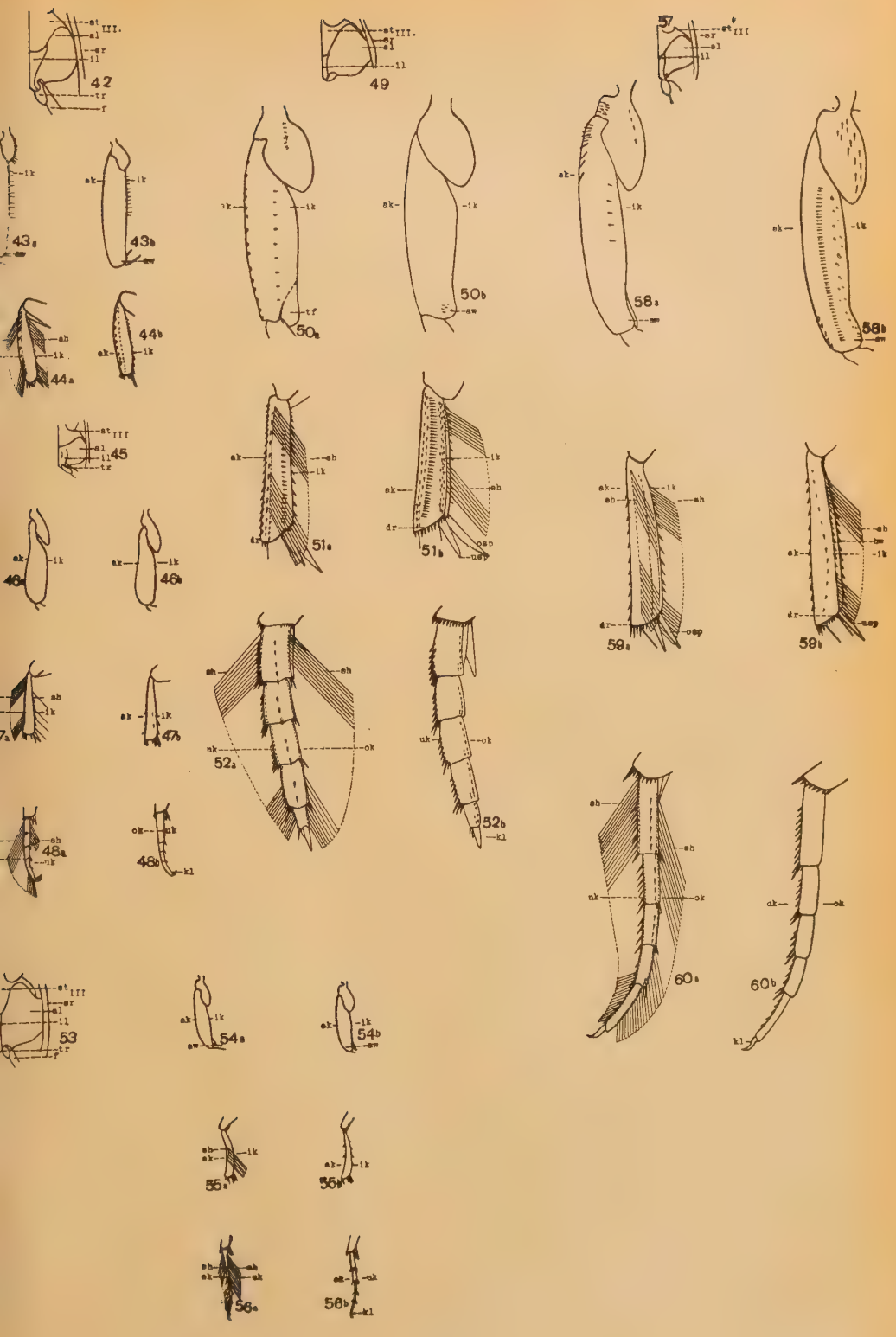
14d

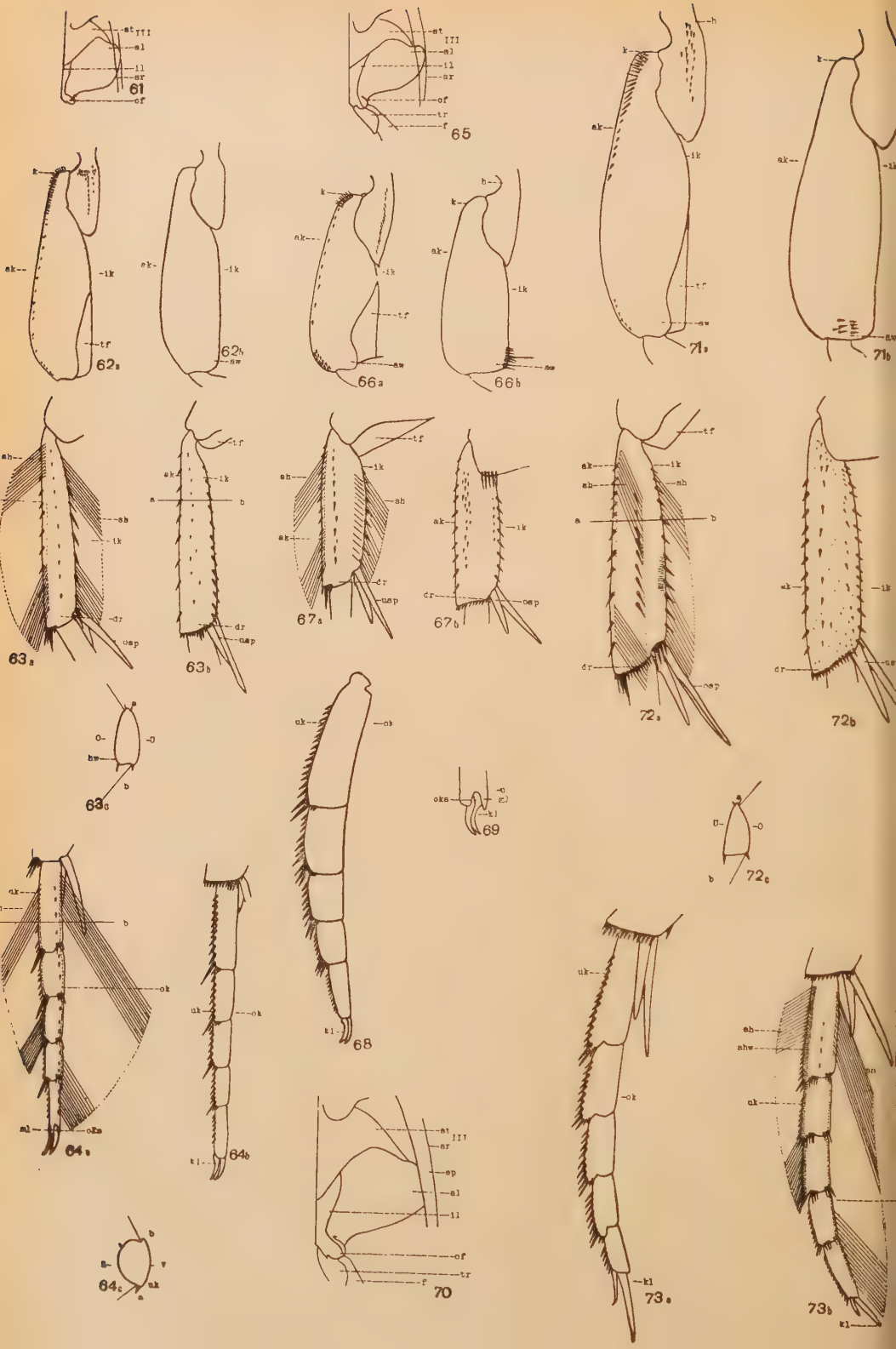


14a–b

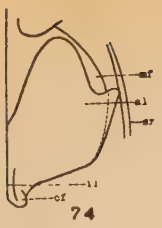

15
Coxa
Femur
Troch.
19
20
21
16
22a
22b
17
23a
23b
24 a-b
18a
18b
25
26a
26b
27a
27b
28a
28b
29
30a
30b
31a
31b
32a
32b
33
34a
34b
35a
35b
36a
36b
37
38a
38b
39a
39b
39c
40a
41

# Tafel III

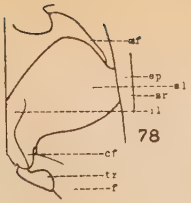

42
49
43a
43b
44a
44b
45
46a
46b
47a
47b
48a
48b
50a
50b
51a
51b
52a
52b
53
54a
54b
55a
55b
56a
56b
57
58a
58b
59a
59b
60a
60b


61
65
62a
62b
66a
66b
71a
71b
63a
63b
67a
67b
72a
72b
63c
69
72c
68
64a
64b
64c
70
73a
73b

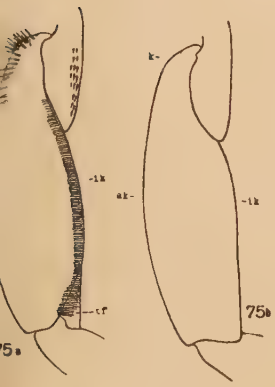
# Tafel V



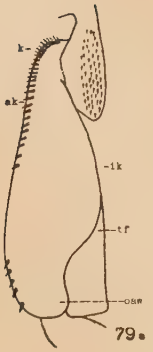
74



78

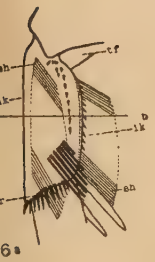


75a 75b

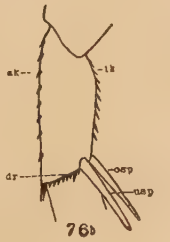


79a

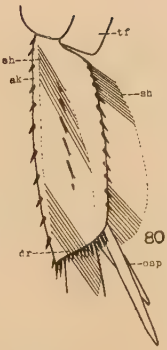
79b



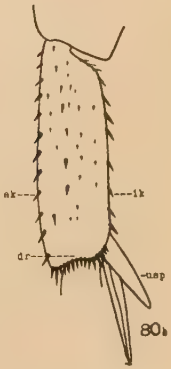
76a



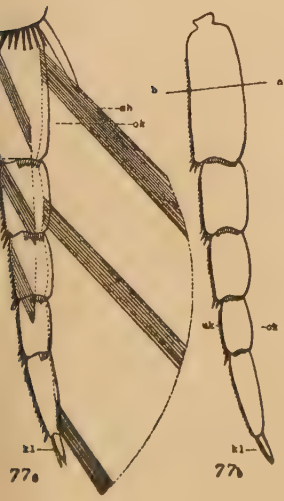
76b



80a



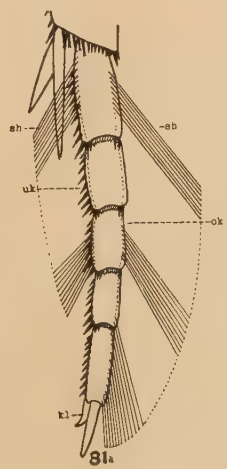
80b



77a 77b

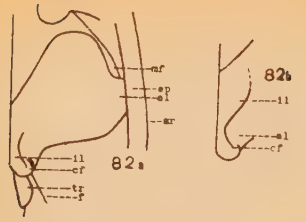
76c

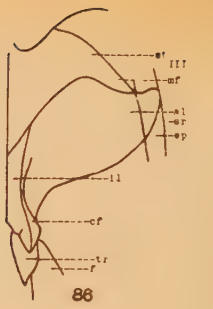
77c

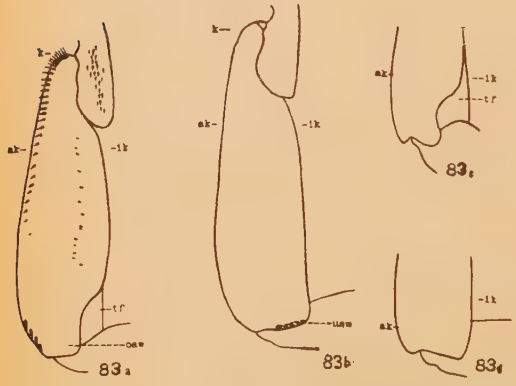


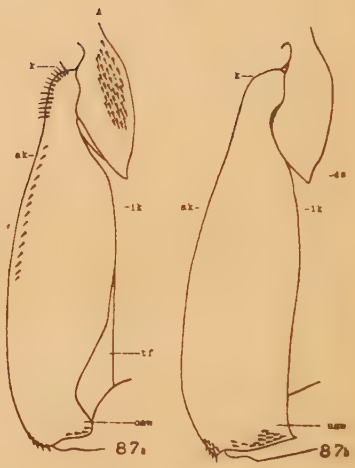
81a

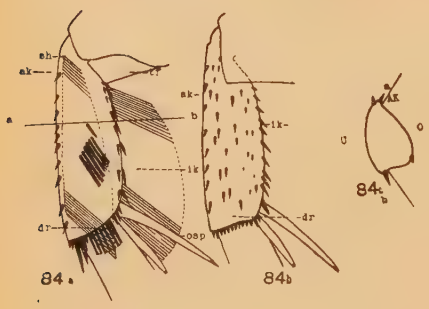
81b

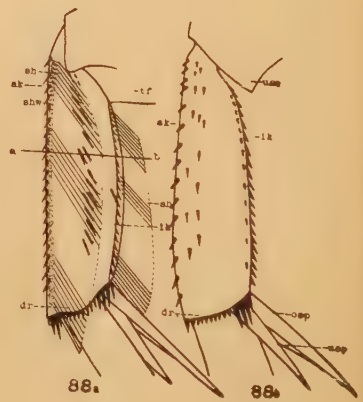

mf
op
l
ar
ll
cf
tr
f
82a
82b
ll
al
cf

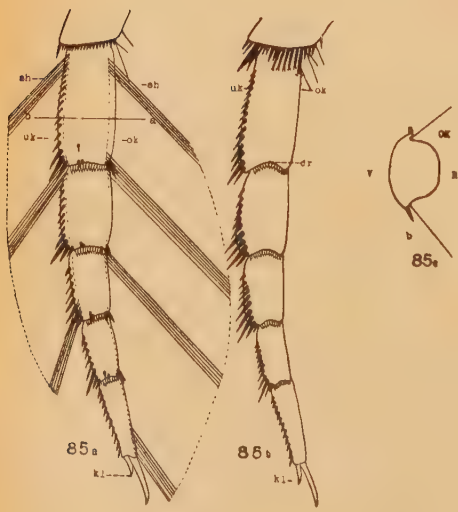

III
mf
al
ar
op
ll
cf
tr
f
86


k
ak
-lk
tf
oaw
83a
83b
83c
83d


A
k
ak
-lk
tf
oaw
87a
87b

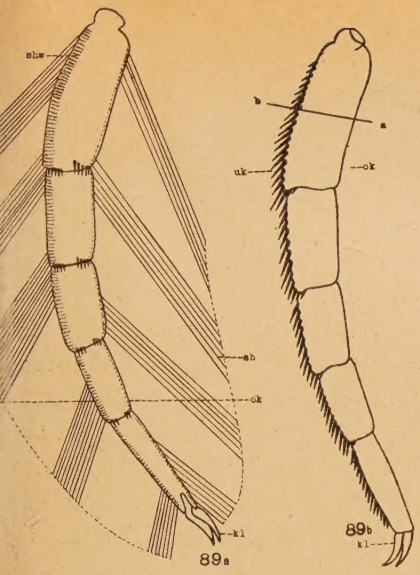

eh
ak
a
b
lk
dr
osp
84a
84b
84c


eh
ak
ehw
tf
uaw
a
b
lk
dr
osp
88a
88b

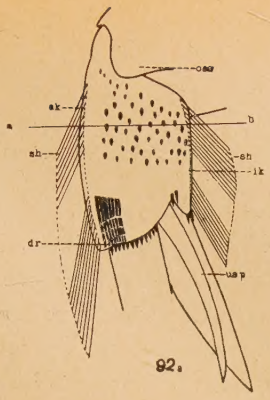

eh
uk
ok
dr
kl
85a
85b
85c

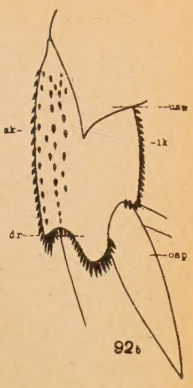
88c

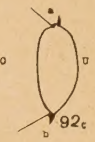
# Tafel VII


ehw
eh
ok
kl
89a

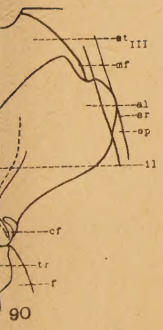

b
a
uk
ok
89b
kl

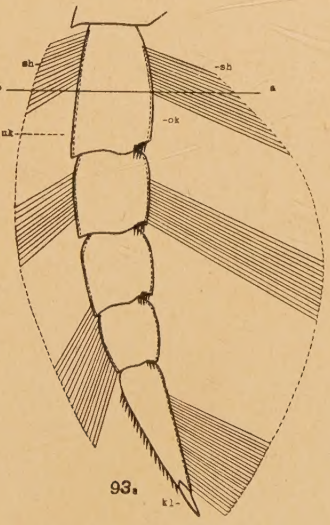

osw
ak
b
a
eh
sh
lk
dr
usp
92a

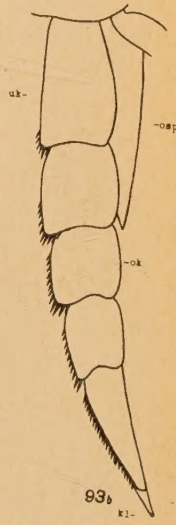

usw
ak
lk
dr
osp
92b

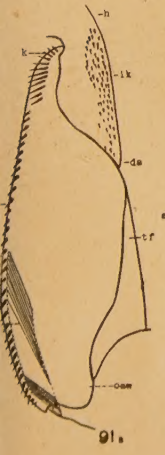

a
o
u
b
92c

a
v
R
b
89c

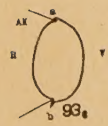

et
III
mf
al
er
op
ll
cf
tr
f
90

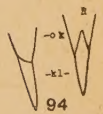

eh
sh
b
a
uk
ok
kl
93a


uk
osp
ok
93b
kl


h
k
lk
ds
tf
osw
91a

h
k
lk
ds
ak
lk
usw
91b


AK
a
R
v
b
93c


R
ok
kl
94

## Lebenslauf.

Am 5. Januar 1910 bin ich, Grete, Meta, Auguste Töpker, als Tochter des Lehrers Wilhelm Töpker und seiner Ehefrau Meta geb. Kühne zu Laer, Kreis Bochum, geboren. Bis zum Jahre 1925 besuchte ich die höhere Mädchenschule zu Ratzeburg in Lauenburg. Ostern 1925 erhielt ich vom Lyzeum in Lübeck das Abgangszeugnis. Bis Ostern 1928 besuchte ich das Reform-Realgymnasium zu Berlin-Oberschöneweide, das ich mit dem Reifezeugnis verließ. Ich studierte an der Universität zu Berlin vom Sommersemester 1928 bis zum Wintersemester 1929/30, an der Universität zu Rostock im Sommersemester 1930, dann wieder in Berlin bis zum Wintersemester 1931/32. Ich studierte hauptsächlich Zoologie, Botanik und Philosophie, außerdem Chemie, Geologie und Mineralogie. Ich besuchte die Vorlesungen folgender Herren: Bauch, Correns, Diels, Graebner, v. Guttenberg, Graf Haller, Herter, Hesse, Hochstetter, Katz, Kniep, Köhler, Maier, Markgraf, Markus, Rieffert, Schlenk, F. J. Schmidt, P. Schulze, Solger, Zimmer. Die Promotionsprüfung bestand ich am 7. Juli 1932.

Druck: Ernst Kolkwitz, Glindow-Zauche, Hauptstrasse 99